



Modélisation des bouquets de services écosystémiques et intensification écologique des pratiques d'élevage dans Vercors

Pierre Gos

► To cite this version:

Pierre Gos. Modélisation des bouquets de services écosystémiques et intensification écologique des pratiques d'élevage dans Vercors. Sciences de la Terre. Université Grenoble Alpes, 2013. Français. <NNT : 2013GRENV066>. <tel-01062172>

HAL Id: tel-01062172

<https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-01062172>

Submitted on 9 Sep 2014

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE GRENOBLE

Spécialité : Biodiversité-Écologie-Environnement

Arrêté ministériel : 7 août 2006

Présentée par

Pierre GOS

Thèse dirigée par **Sandra LAVOREL**

préparée au sein du Laboratoire D'écologie Alpine
dans l'École Doctorale Chimie et Sciences du Vivant

**Modélisation des bouquets de services écosystémiques et intensification
écologique des pratiques d'élevage dans le pays des Quatre Montagnes,
Vercors**

Thèse soutenue publiquement le **16 décembre 2013**,
devant le jury composé de :

M. Jacques BAUDRY

Directeur de recherche à l'INRA, Rennes, France (Rapporteur)

Mme Marie-Laure NAVAS

Professeur au CEFV, Montpellier, France (Rapporteur)

Mme Maria-Luisa PARACCHINI

Senior researcher au Joint Research Centre,
Institute for Environment and Sustainability, Ispra, Italie (Examinatrice)

M. Jean-Christophe CLEMENT

Maître de conférence,
Université Joseph Fourier, Grenoble, France (Examinateur)

Mme Sandra LAVOREL

Directrice de recherche au CNRS, Grenoble, France (Directrice de thèse)

Université Joseph Fourier / Université Pierre Mendès France /
Université Stendhal / Université de Savoie / Grenoble INP



**Modélisation des bouquets de services écosystémiques
et intensification écologique des pratiques d'élevage
dans le pays des Quatre Montagnes, Vercors**

Remerciements

Je referme aujourd'hui ce manuscrit et ces années d'études et de thèse, et je repense à vous.

A vous tou.te.s qui m'avez accompagné ou que j'ai croisé.e.s, dans le travail, dans mes engagements et dans la vie : encadrant.e.s, collègues, camarades, ami.e.s, famille... Il y a un temps pour donner et un temps pour recevoir, paraît-il. J'ai beaucoup reçu pendant ces années et je ne l'oublie pas.

A toi, Marie, qui partage ma route depuis tout ce temps.

*A tous ceux qui cherchent comment œuvrer à la transformation du monde
et qui empruntent le passage d'une thèse...
A tous ceux qui en empruntent d'autres.
À Marie,*

Table des matières

INTRODUCTION.....	1
1 Préambule : Inscription de la thèse dans le projet MOUVE	2
2 L'intensification écologique de l'agriculture	4
2.1 (Ré-) Affirmation des limites du monde	4
2.2 Besoins agricoles projetés en 2050 et nécessité d'intensifier la production.....	5
2.3 Historique de la notion d'intensification écologique.....	6
2.3.1 Origine : perspectives d'augmentation des rendements céréaliers	6
2.3.2 Vers une science de l'Agriculture Ecologiquement Intensive	6
2.4 Lien avec les autres notions.....	7
2.4.1 ...de multifonctionnalité, d'agroécologie, d'agriculture durable	7
2.4.2 ...de services écosystémiques	7
2.4.3 Définition de l'intensification écologique de l'agriculture dans MOUVE	9
2.5 Limites de la notion d'intensification écologique de l'agriculture.....	9
3 Les services écosystémiques.....	10
3.1 Historique de la notion	10
3.1.1 Recherche des origines en biologie de la conservation	11
3.1.2 Recherche des origines en économie	12
3.1.3 Médiatisation du concept	13
3.2 Tentatives de définitions plus précises.....	13
3.3 Développement des pratiques d'évaluation des services écosystémiques.....	14
3.3.1 Dimension biophysique de l'évaluation	14
3.3.2 Étude des liens entre biodiversité et services des écosystèmes.....	16
3.3.3 Modélisation de services écosystémiques	17
3.3.4 Étude des interactions entre services, identification des bouquets de services écosystémiques.....	20
3.3.5 Dimension économique de l'évaluation.....	22
3.4 Autres débats nécessaires à l'utilisation des services écosystémiques.....	22
3.4.1 En écologie	22
3.4.2 En économie et en sciences sociales.....	23
4 Objectifs et structure de la thèse	24
4.1 Objectifs et questions.....	24
4.2 Structure de la thèse	24
5 Description du site d'étude :.....	26
5.1 Description biophysique	27
5.2 Typologie des prairies et échantillonnage	28
5.3 Contexte d'activité et fonctions attendues de l'élevage pour les acteurs du Vercors	29
5.3.1 Contexte d'activité	30

5.3.2	Fonctions attendues de l'élevage.....	30
5.3.3	Enjeux identifiables à des dynamiques d'intensification écologique.....	31
6	Références.....	32
CHAPITRE 1		43
<i>Stakeholders' expectations on ecosystem services affect the assessment of ecosystem services hotspots and their congruence with biodiversity.....</i>		44
1	Introduction.....	46
2	Materials and Methods	48
2.1	Study site	48
2.2	ES mapping	49
2.3	Analysis of correlation and overlap among ecosystem services	50
2.4	Cross-predictive capacity of ES and biodiversity	51
2.5	Effects of actual thresholds and landscape configuration on ES overlap, hotspots and congruence with biodiversity.....	52
2.5.1	Alternative stakeholder perspectives	52
2.5.2	Scenarios	53
3	Results.....	54
3.1	Correlation patterns across continuous values of ES and biodiversity.....	54
3.2	Sensitivity to presence threshold values of overlap of areas of interest for ecosystem services	57
3.3	Effect of stakeholder perspectives on the distribution of ecosystem services	58
3.3.1	Landscape distribution of ecosystem services.....	58
3.3.2	Overlap between areas of interest for ecosystem services	58
3.3.3	Location and extent of hotspots	60
3.3.4	Ecosystem services as proxies for each other and for biodiversity.....	61
3.3.5	ES provision and hot spots for alternative landscapes under management scenarios.....	64
4	Discussion.....	66
4.1	Co-occurrence among ecosystem services.....	66
4.2	Co-occurrence of ecosystem services hotspots and biodiversity	67
4.3	Ecosystem services bundles and indication across ES	68
5	Conclusion	69
6	Acknowledgements.....	70
7	Appendices	71
8	References.....	72
CHAPITRE 2		77
<i>Relative contribution of soil, management and traits to the variations of bundles of ecosystem services in grasslands</i>		78

1	Abstract.....	78
2	Introduction.....	80
3	Material & Methods.....	82
3.1	Study site and field measurements	82
3.2	Soil and nutrient availability analyses	83
3.3	Floristic inventories	86
3.4	Ecosystem properties	87
3.5	Data analysis.....	87
3.5.1	RDA and variation partitioning.....	87
3.5.2	Bundling of ecosystem properties	88
4	Results.....	89
4.1	Co-variation among ecosystem properties (EP)	90
4.2	RDA of ecosystem properties	90
4.3	Variance partitioning	98
4.4	4. Bundles of ecosystem properties	98
5	Discussion.....	101
5.1	Relative contributions of grassland management, soil and plant traits to co-variations among seven ecosystem properties.....	101
5.2	Mechanisms underpinning trade-offs among ecosystem properties.....	102
5.3	Perspectives toward ecological intensification	104
6	Conclusion	105
7	Acknowledgements.....	105
8	Appendices	106
8.1	Effect of management variables on EP.....	106
8.2	Effect of community weighted mean plant traits on EP.....	106
9	References.....	108
CHAPITRE 3		114
<i>Influence of landscape complexity and local management intensity on the bundling of ecosystem services supplied in a permanent grasslands dominated landscape.....</i>		115
1	Introduction.....	117
2	Material and methods.....	120
2.1	Study site and field measurements	120
2.2	Field quantification of plant diversity ecosystem properties	121
2.2.1	Floristic inventories	121
2.2.2	Soil and nutrient availability analyses	121
2.2.3	Plant vegetative traits	122

2.2.4	Flowering phenology.....	123
2.2.5	Ecosystem properties.....	123
2.3	Modeling ecosystem properties at landscape scale.....	124
2.4	Landscape parameters.....	125
2.5	Effects of landscape parameters on EP variation at landscape scale	126
2.6	Bundles of ecosystem properties	126
3	Results.....	127
3.1	Distribution of grassland types in the landscape.....	127
3.2	Landscape complexity indices	129
3.3	Modeling ecosystem properties	129
3.4	Landscape average values of ecosystem properties	132
1.	Hotspots	132
2.	Influence of the landscape neighborhood on species richness.....	135
3.	Response of ecosystem properties to landscape parameters.....	135
4	Bundles of ecosystem properties.....	139
5	Discussion.....	141
5.1	Limits of the study	141
5.2	Intensity of management was not associated with higher land complexity	141
5.3	Increasing complexity was not associated with stronger trade-off between provisioning and plant species diversity.....	142
5.4	Relevance of chosen ecosystem services for landscape-scale analysis.....	143
5.5	No influence of connectivity to natural habitat for intra-type variations of species richness	143
6	Acknowledgements.....	144
7	References.....	144
8	Appendices.....	151
CHAPITRE 4.....	154	
<i>Adéquation entre services écosystémiques fournis par les prairies et attendus pour remplir des fonctions parcellaires comme outil de description des systèmes fourragers.....</i>		
1	Introduction.....	157
2	Matériel et méthodes	158
2.1	Site d'étude.....	158
2.2	Fonctions parcellaires.....	159
2.3	Estimation des niveaux de valeurs d'usage attendus	161
2.4	Typologie des prairies.....	163
2.5	Indicateurs écologiques des valeurs d'usage fournies	164
2.6	Discrétisation des valeurs d'usage fournies - analyse de sensibilité	166
2.7	Indices d'adéquation	168

2.8	Variation de la richesse spécifique intra-type	168
3	Résultats.....	168
3.1	Services écosystémiques fournis	168
3.2	Evolution de l'indice d'adéquation global des paires théoriques Fonctions parcellaires x Prairies en fonction du choix des fonctions d'appréciations.....	168
3.3	Évaluation des attributions par les agriculteurs de fonctions parcellaires aux prairies	172
3.4	Effet de la fonction parcellaire sur la richesse spécifique des parcelles échantillonnées	173
4	Discussion.....	174
4.1	Vigilances à apporter à l'interprétation des résultats	174
4.2	Importance des fonctions d'appréciation dans l'évaluation de l'adéquation des appariements fonctions parcellaires x prairies	174
4.3	Vers l'inclusion d'autres services écosystémiques pertinents pour le diagnostic des systèmes fourragers.....	178
4.4	Exploitation de l'adéquation entre niveaux fournis et attendus de services écosystémiques dans les diagnostics de système fourrager et les démarches d'intensification écologique de l'agriculture	179
5	Remerciements.....	180
6	Références.....	180
DISCUSSION GENERALE		184
1	Synthèse.....	185
1.1	Modélisation des services écosystémiques de la parcelle	185
1.2	... au paysage	186
1.3	... et aux fonctionnements des exploitations agricoles	187
2	Lien de ces travaux avec l'intensification écologique	188
2.1	Exploitation du potentiel des prairies du plateau	188
2.2	Importance du paysage dans les scénarios d'intensification écologique ?	189
2.3	Scénarios d'intensification écologique des exploitations.....	190
3	Considérations générales sur les évaluations des services écosystémiques	191
3.1	Tous les discours sont services-dépendants.....	191
3.2	Des évaluations des services écosystémiques par qui ? Pour qui ? Pour quoi ?	193
3.2.1	Les attentes vis-à-vis des services varient en fonction des partis concernés	193
3.2.2	Le choix des services varie en fonction des partis concernés	194
3.2.3	Les dimensions des services varient en fonction des partis concernés	194
3.2.4	Des positions éthiques et de transparence émergentes.....	195
4	Références.....	196
<i>L'évaluation économique des services écosystémiques, une marchandisation de la nature ? ...</i>		<i>199</i>
<i>A road map to quantifying bundles and trade-offs between ecosystem services.....</i>		<i>202</i>

INTRODUCTION

INTRODUCTION

1 Préambule : Inscription de la thèse dans le projet MOUVE

Le projet MOUVE¹ a pour objectif général de comprendre et rendre compte des conditions, des formes possibles et des implications d'une intensification écologique des systèmes d'élevage à l'échelle des territoires. D'un point de vue scientifique il contribue au domaine de recherche sur les interactions entre « élevage et territoire » en lien avec l'intensification écologique et les enjeux du développement durable, avec une approche pluridisciplinaire combinant agronomie – zootechnie système, écologie, sociologie et géographie.

Centrée sur une approche territoriale, l'étude du projet MOUVE repose sur quatre postulats :

- le territoire est au cœur du débat sur l'intensification écologique
- l'intensification écologique exprime certains enjeux de développement durable des territoires, mais ne les résume pas à elle seule
- l'intensification écologique est **un processus** qui touche un ensemble hétérogène d'exploitations, dont la mise en dynamique résulte de trajectoires individuelles et d'actions collectives, de politiques publiques et d'orientations des filières
- l'intensification écologique trouvera à se développer dans **un environnement changeant, incertain.**

La démarche du projet formalise d'emblée l'étude de différents niveaux d'organisation : 1) la parcelle, 2) le paysage, 3) l'exploitation, que cette thèse a suivi. L'association de différents regards disciplinaires : agro-zootechnique, écologique, géographique et sociologique était également au cœur du projet.

Cette thèse est inscrite dans la tâche T4 du projet, intitulée *Systèmes d'élevage, structure et dynamique des paysages et services écologiques associés*, dont l'objectif est la modélisation des services écosystémiques, définis comme « les bénéfices que la société tire des écosystèmes »

¹ Le projet MOUVE est porté par des chercheurs de différents organismes de recherche et d'enseignement supérieur : INRA (associé à VetAgro Sup, AgroParisTech Engref, Montpellier SupAgro, ENSAT dans le cadre d'unités mixtes de recherche), CIRAD, Irstea, CNRS, Isara-Lyon, Institut de l'Elevage.

(MEA, figure 1), l'analyse de la dynamique des paysages, et l'organisation spatiale et fonctionnelle des exploitations.

Parce qu'elles sont l'objet de débats intenses, j'ai souhaité ouvrir ce mémoire en précisant la mise en place et le développement des notions d'*intensification écologique de l'agriculture* et de *services écosystémiques*.

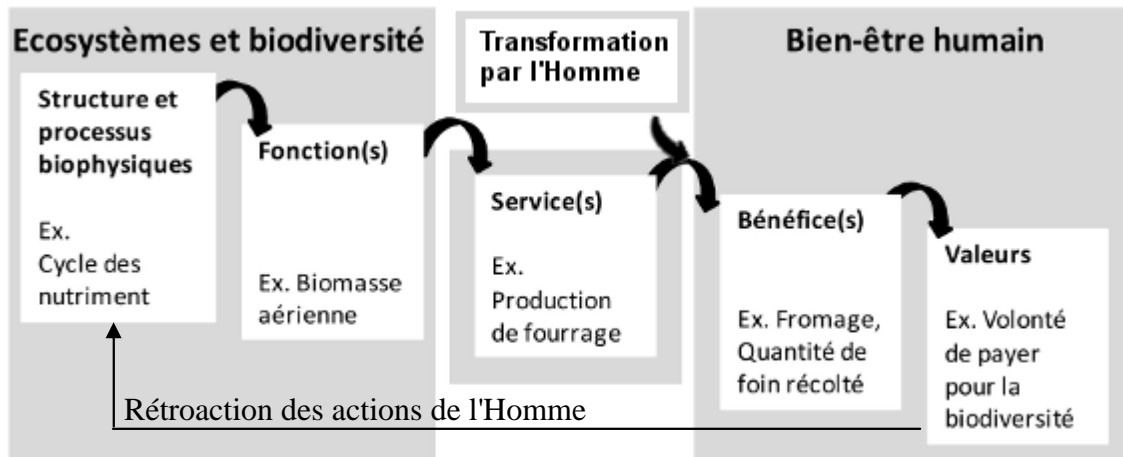


Figure 0: cascade conceptuelle illustrant la position des services écosystémiques dans la chaîne d'inter-relations entre l'écosystème et le bien-être humain (Lamarque 2012, adapté de Haines-Young and Potschin 2010)

Il est intéressant de noter la séparation de l'Homme et de la nature, ainsi que l'unique direction de la cascade initialement proposée.

2 L'intensification écologique de l'agriculture

Le discours sur l'intensification écologique de l'agriculture repose sur deux impératifs : augmenter la production agricole mondiale sur des surfaces agricoles limitées, et refonder l'agriculture moderne sur des pratiques qui génèrent moins d'impacts négatifs sur l'environnement.

2.1 (Ré-) Affirmation des limites du monde

Bien que la finitude du monde et de ses ressources ait été affirmée il y a presque un demi-siècle dans des articles scientifiques et / ou par des institutions internationales (Meadows, 1972, Club de Rome, 1972) sans que la marche du monde ni les récits dominants sur celle-ci en soit changés, cette affirmation a connu un regain d'intérêt de la part des cercles scientifiques et institutionnels à la fin du XXème siècle, avec le développement d'une littérature dédiée à l'impact des changements globaux (changements d'usage des terres et changement climatique) sur la biodiversité et les fonctionnements des écosystèmes, et la reconnaissance de la domination des écosystèmes par l'Homme (Vitousek et al. 1997), qui contrôle les mouvements de matériaux, le nombre et la distribution des espèces ainsi que les paysages terrestres.

La reconnaissance de cette domination a amené des auteurs à proposer que l'action anthropique soit considérée comme une force géologique, et à proposer pour la période où celle-ci est appliquée la dénomination d'*Anthropocène* (Stefen et al. 2011). Dans la même approche, d'autres auteurs proposent une nouvelle nomenclature des grands biomes qui prenne acte des transformations par les sociétés humaines contemporaines, et qu'ils qualifient de *biomes anthropiques* (Ellis et al. 2008). Cette domination est également exprimée en termes d'appropriation des ressources naturelles par l'humanité (Haberl et al. 2007). Les villes, notamment, concentrent l'appropriation des ressources naturelles produites sur d'autres territoires et par d'autres écosystèmes : Folke et al. (1997) estiment par exemple que le cinquième de l'humanité qui réside dans les villes consomme en produits marins l'équivalent de la production par le quart des surfaces marines, et émet plus de CO₂ que l'ensemble des forêts mondiales n'en absorbe.

Or les impacts de ces changements globaux sur les écosystèmes sont alarmants. La littérature consacrée à la biodiversité montre de manière unanime une baisse des indicateurs de diversité au niveau global (WWF Living planet index, GBO 2010), comme au niveau local (diversité en espèces sauvages incluant les microbes, par exemple Firbank et al. 2013). Cette réduction de la biodiversité a des effets désastreux sur la fonctionnalité des chaînes trophiques et des écosystèmes : des modèles suggèrent que l'augmentation de la pression d'extinction sur une espèce d'une chaîne trophique entraîne une hausse de la fréquence d'extinction des autres espèces de la chaîne trophique (Säterberg et al. 2013, Cardinale et al. 2012, Hooper et al. 2012).

En conséquence, plusieurs publications mettent en avant les risques d'effets de seuil et de

changements de régime, voire d'effondrement des écosystèmes, consécutifs à la perte de biodiversité et la perturbation anthropique (MacDougall et al. 2013, Barnosky et al. 2012). Dans le même ordre d'idée, une définition des « limites de la planète » pour un *espace sécurisé* pour l'humanité a été proposée (Rockström et al. 2009), comme autant de seuils au-delà desquels des changements de régimes sont attendus. Ces limites concernent les grands processus jugés fondamentaux pour le système global : le climat (la concentration de CO₂ dans l'atmosphère, les changements du forçage radiatif), le taux d'érosion de la biodiversité, les cycles de l'azote et du phosphore, l'état de l'atmosphère (quantité d'aérosols) et de la stratosphère (concentration en ozone), les changements d'usage des terres (la proportion des terres convertie en cultures) et la pollution chimique. D'après les auteurs, l'état des trois premiers processus dépasserait déjà les limites de sécurité.

Ces constats amènent les auteurs de ces études à appeler à des mesures en faveur d'une réduction de la croissance de la population mondiale et de l'usage des ressources par individu, de la réduction du budget énergétique dépendant des ressources fossiles, de l'augmentation de l'efficacité de la production alimentaire et de sa distribution et le maintien des surfaces naturelles (Ehrlich & Ehrlich 2013). Tous ces constats et mesures (hormis les considérations sur la population mondiale) sont mobilisés dans les discours introductifs à l'intensification écologique de l'agriculture (Griffon 2006).

Notons que les capacités agricoles sont également impactées par les changements globaux d'origine anthropique. Le rapport Stern prévoit par exemple que des changements de régimes pluviaux dans les régions tropicales liés à l'augmentation de température menacent la production agricole, avec pour conséquence estimée une baisse de la capacité globale de production agricole (IPCC 2007, Pachauri et al 2008).

2.2 *Besoins agricoles projetés en 2050 et nécessité d'intensifier la production*

Tous les discours d'intensification écologique sont fondés sur « la problématique de la sécurité alimentaire mondiale ». Celle-ci est basée d'une part sur les projections de croissance démographique qui prévoient une population mondiale d'au moins 9 milliards de personnes en 2050, et d'autre part sur les prévisions de croissance de la consommation de ressources agricoles, notamment l'augmentation de la consommation de viande dans les pays « émergents ». Sous cette hypothèse, la proportion de céréales affectée à la production animale pourrait être portée à 50 % des céréales produites (FAO, cité par De Shutter 2010). Avec la production agricole comme seul levier d'action, la réponse à la combinaison de ces deux évolutions nécessiterait l'augmentation de la production agricole de 70% d'ici à l'horizon 2050.

L'argument de la nécessité d'une intensification de la production s'appuie également sur les projections de l'utilisation des terres en Europe : quel que soit le scénario socio-économique, celles-ci convergent sur une diminution de la surface agricole (de culture et de prairies) (Rounsevell et al. 2006). La concurrence croissante entre production alimentaire et production de biocarburants renforce encore cet argument.

2.3 Historique de la notion d'intensification écologique

2.3.1 Origine : prospectives d'augmentation des rendements céréaliers

L'intensification écologique de l'agriculture est d'abord mentionnée lors de prospectives sur la production de céréales (Cassman 1999). Dans ce contexte, les auteurs discutent de la possibilité d'améliorations possibles du potentiel de rendement des cultures, par la sélection génétique, la mise en place de systèmes d'irrigation efficaces, la gestion de la qualité des sols, et les apports de l'agriculture de précision. Cette focalisation du discours sur le développement de réponses techniques aux contraintes biophysiques est similaire dans le discours des auteurs ultérieurs (Griffon 2006, Horling & Marsdeh 2011).

2.3.2 Vers une science de l'Agriculture Ecologiquement Intensive

L'expression « intensification écologique de l'agriculture » a connu un succès relatif en France, suite à son utilisation par les institutions de recherche (INRA, CIRAD, Le Roux et al. 2008). Ceux-ci ont élargi son application à tous les domaines de l'agriculture, notamment pour le cas qui nous concerne, à l'élevage. Leur analyse est globalement similaire à celle de Cassman et al. (1999) à ceci près qu'ils introduisent dans leurs propositions une étude des savoirs locaux et paysans (proposition renforcée par Doré et al. 2011), tout en insistant sur les apports des technologies du génie génétique modernes.

Dans une tentative de précision de la notion, Hochman et al. (2011) ont défini neuf critères pour évaluer l'intensification écologique de l'agriculture : (1) l'augmentation de la production agricole, (2) l'utilisation efficace des ressources limitées (notamment le pétrole et les engrais), (3) un impact minimal sur le réchauffement climatique, (4) des impacts minimaux sur le terrain exploité, (5) des impacts minimaux sur les terrains avoisinants, (6) une réduction des risques et une résilience accrue, (7) la préservation de la biodiversité agricole, (8) la préservation de la biodiversité 'naturelle', et (9) des conséquences sociales positives, notamment en termes de revenu, d'emploi, de répartition des richesses. Les études du projet MOUVE, restreintes à des régions agricoles de montagne dans lesquelles l'élevage occupe une place centrale, abordent les critères (1), (6), (7), (8) et (9), et ne sont que peu concernées par les critères (2) à (5).

De leur côté, Doré et al. (2011) ajoutent aux moyens listés par Chevassus-au-Louis et Griffon (2008) pour une intensification écologique de l'agriculture (les progrès génétiques, et la

combinaison des savoirs scientifiques et paysans), la conception de systèmes agricoles s'inspirant du fonctionnement des écosystèmes naturels. Ils évoquent des critiques faites aux perspectives de progrès génétiques, qui ne prennent pas en compte l'influence des conditions environnementales sur le développement des phénotypes escompté. Par ailleurs, ils insistent sur l'importance pour eux de considérer les agrosystèmes comme des systèmes écologiques et sociaux, dont l'étude nécessite des outils transdisciplinaires.

2.4 Lien avec les autres notions...

2.4.1 ...de multifonctionnalité, d'agroécologie, d'agriculture durable

Griffon (2006) propose de regrouper tous les paradigmes d'agriculture qui incluent des considérations environnementales (agroécologie, écoagriculture, révolution doublement verte, Evergreen Revolution, agriculture de conservation, agriculture écologiquement intensive ou à haute valeur environnementale) derrière le terme générique de viabilité.

Il est à noter cependant que les premiers paradigmes d'agriculture alternatives cités par l'auteur diffèrent fondamentalement de l'intensification écologique en n'incluant pas l'objectif d'augmentation de la production. De plus, en tant que discipline scientifique (Wezel et al. 2009) l'agro-écologie est définie comme « l'étude intégrative de l'écologie du système de production de nourriture entier, incluant les dimensions écologiques, économiques et sociales » (Francis et al. 2003) et me paraît plus englobante au contraire que le paradigme d'intensification écologique défini par Griffon (2006).

2.4.2 ...de services écosystémiques

Les récits d'intensification écologique de l'agriculture reposent beaucoup sur la perspective d'exploitation des *services écosystémiques* (voir définition en 2.). Dans une perspective de réduction des pratiques génératrices de gaz à effet de serre (mécanisation et utilisation d'engrais manufacturés), les auteurs suggèrent que l'augmentation de la production agricole pourrait être poursuivie par leur prise en compte et leur renforcement comme intrants du système agricole (Griffon 2006). Pour décrire les agro-écosystèmes, les services écosystémiques ont été classés en *services intrants*, fournis par l'agro-écosystème, et services écosystémiques directement sous l'influence de l'activité agricole : *services de production participant au revenu agricole* et *services écosystémiques n'y participant pas* (voir **figure 1**, Zhang et al. 2007, Le Roux et al. 2008). Parmi les services intrants, on retrouve la stabilité et la fertilité du sol : Bommarco et al. (2012) exploitent par exemple les services écosystémiques liés à la qualité du sol comme base d'argumentation en faveur des pratiques d'enrichissement des sols en matière organique. Sont également cités la disponibilité en eau et le microclimat, encore peu étudiés, et les services écosystémiques dépendant des dynamiques et des déplacements des populations d'animaux (la pollinisation, la régulation des

ravageurs et de pathogènes, et la protection contre les espèces invasives). Ces derniers sont influencés par les pratiques sur les parcelles, mais dépendent également fortement de la structure et de la fonctionnalité du paysage (Tscharntke et al. 2012). Par exemple, l'abondance des abeilles sauvages diminue avec l'augmentation de la distance à des milieux semi-naturels, ce qui entraîne une réduction de la pollinisation effective des plantes (Steffan-Dewenter et al. 1999, cité par Le Roux et al. 2008, Garibaldi et al. 2011, Kremen et al. 2007). Le nombre d'espèces de plantes, d'arthropodes et d'oiseaux dans les parcelles et dans le paysage augmente avec la proportion d'éléments semi-naturels dans le paysage et diminue lorsque la fertilisation des prairies et la proportion dans le paysage de parcelles fortement fertilisées augmentent (Billeter et al. 2008, cités par Leroux et al. 2008), avec des conséquences sur la pollinisation et la prédation des ravageurs. Une complexité minimale du paysage est requise pour assurer les services rendus par les organismes qu'abritent les milieux semi-naturels (Tscharntke et al. 2008). L'hétérogénéité du paysage est enfin un facteur de stabilité et de résilience, notamment par l'augmentation de la biodiversité fonctionnelle et la redondance fonctionnelle qu'elle favorise. En maintenant la connectivité entre populations, elle favorise également le maintien des espèces.

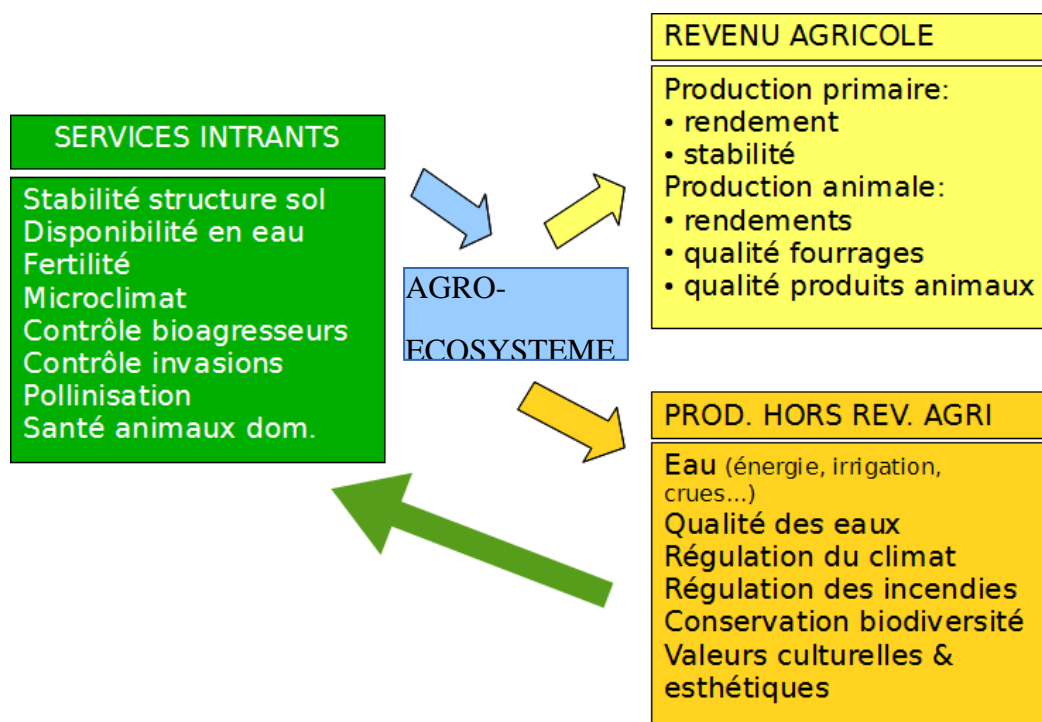


Figure 1 : Classification des services écosystémiques centrée sur les agro-écosystèmes (extrait de Le Roux et al. 2008, reprenant Zhang et al. 2007)

2.4.3 *Définition de l'intensification écologique de l'agriculture dans MOUVE*

La définition des voies d'intensification écologique des pratiques d'élevages est un des objectifs du projet MOUVE. En attendant, l'équipe définit le terme de façon minimale comme *une des voies techniques pour un nouveau modèle d'agriculture capable de répondre aux enjeux en matière d'alimentation et de préservation de l'environnement, dans le cadre du développement durable*. L'intensification écologique est définie par deux caractéristiques : une **intensification** de la production par hectare et un **mode de production écologique**, c'est-à-dire s'appuyant sur les processus et fonctionnalités des écosystèmes.

Dans un souci global de maintien d'un revenu pour des familles agricoles sur des surfaces cultivées qui n'augmentent pas, la valeur ajoutée par unité de surface – plutôt que le flux physique de denrées alimentaires - a été proposé par l'équipe comme mesure de la productivité de la terre.

2.5 *Limites de la notion d'intensification écologique de l'agriculture*

Griffon (2006) décrit les systèmes agricoles écologiquement intensifs comme des systèmes écologiquement multifonctionnels, mais il ne décrit pas les externalités positives en matière d'emplois agricoles et de maintien d'une activité économique dans les régions rurales. Ceci rejoint le phénomène décrit par Lamarque et al. (2011) qui mettent en évidence dans la littérature récente un basculement de l'intérêt pour la multifonctionnalité sociale et environnementale de l'agriculture vers une focalisation sur sa multifonctionnalité écologique.

Plus important, en restreignant leurs propositions à des aspects techniques, les auteurs de l'agriculture écologiquement intensive discutent rarement les fondements de leur narration, et surtout, n'envisagent jamais les leviers politiques qui peuvent agir sur l'évolution de la demande en produits agricoles.

A ces sujets, le rapporteur aux Nations Unies souligne que « la réaffectation à l'alimentation humaine des céréales actuellement destinées à l'alimentation animale [...] et l'utilisation des déchets et rebuts, permettrait en grande partie de répondre à l'augmentation des besoins ». En effet, selon les estimations, entre un tiers et la moitié de la production agricole serait perdue (Gustavsson et al. 2011, Foley et al. 2011), que ce soit dans les pays sous-développés par des mauvaises conditions de stockage et de traitement, ou dans les pays industrialisés lors de la commercialisation et de la consommation (Gustavsson et al. 2011).

Concernant les projections des besoins de productions alimentaires, par ailleurs, si la consommation est considérée comme un facteur explicatif à l'évolution de la production dans les modèles néo-classiques, les économistes de l'*engrenage de production*, considèrent quant à eux que

la consommation n'est que seconde, et obéit aux choix de production faits par ceux qui en détiennent les rênes et bénéficient majoritairement des profits dégagés (Gould 2003).

Enfin, ces considérations occultent les inégalités de répartition de la production agricole consécutives à l'organisation des systèmes de production. En effet, 75% des personnes mal-nourries à travers le monde vivent en milieu rural mais n'ont pas accès à la nourriture faute de moyens. De Shutter (2010) ajoute que « *l'agriculture devrait être fondamentalement réorientée vers des modes de production qui soient plus durables sur le plan environnemental et plus justes sur le plan social* ». Permettre une réelle disponibilité de la nourriture aux ménages nécessite d'après ce rapport de soutenir les petites exploitations de manière à accroître leurs revenus et leur souveraineté, en favorisant leur indépendance vis-à-vis des échanges commerciaux à plus large échelle (Tscharntke et al. 2012b). De Shutter fonde son argumentation sur des études montrant que le soutien aux exploitations familiales ont généré des revenus dans l'ensemble de la communauté, alors que les subventions aux exploitations capitalistes ont généré un accroissement des importations d'intrants et de machines et que l'économie local n'en a que très peu bénéficié (Hoffman 2010, cité par De Shutter).

3 Les services écosystémiques

3.1 *Historique de la notion*

Le concept de services écosystémiques a émergé à la fin des années 1990 et a connu une utilisation exponentielle durant la première décennie des années 2000 (**figure 2**). Il focalise aujourd'hui plusieurs champs de recherche et des revues d'écologie lui sont explicitement consacrées (« *Ecosystem services* » depuis 2012, « *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services & Management* » depuis 2005) ou lui consacrent une place importante (par exemple, « *Ecological Indicators* » 2012).

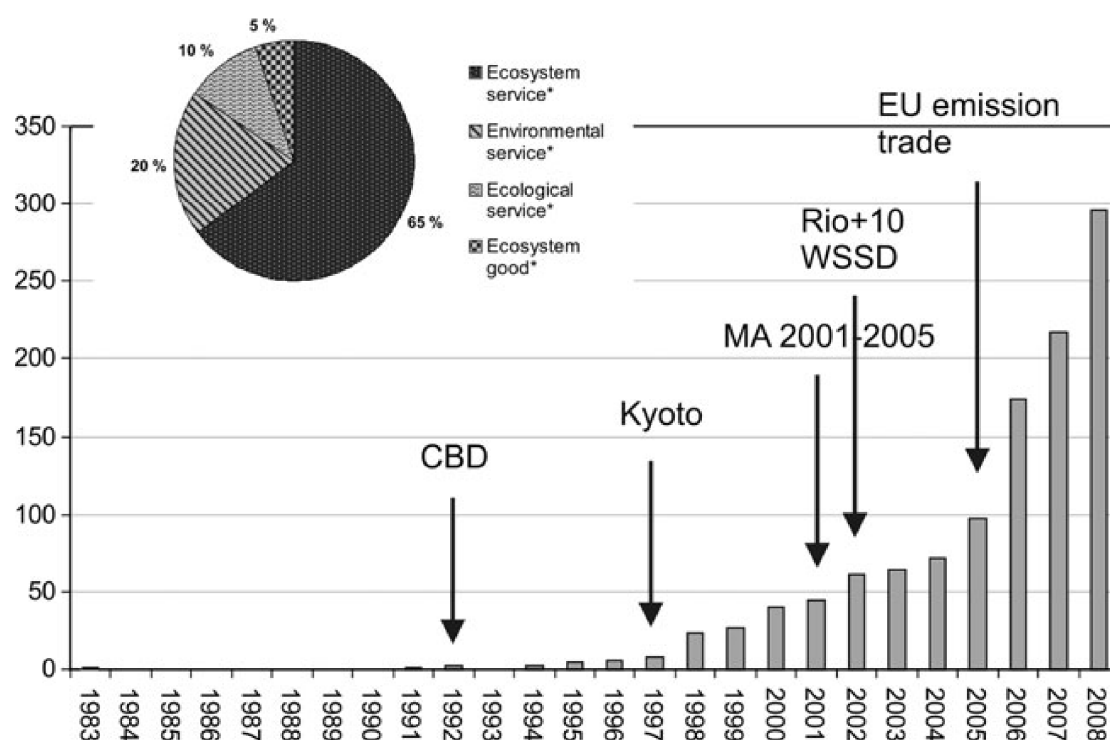


Figure 2 : Accumulation d'études sur les services écosystémiques

CBD – Convention sur la diversité biologique ; Kyoto – Protocole de Kyoto ; MA – Millenium Ecosystem Assessment ; WSSD – Sommet mondial de Johannesburg (d'après Vihervaara et al, 2010)

Vihervaara et al. (2010) distinguent trois grandes approches à la notion de services écosystémiques, issues de l'écologie et des sciences naturelles, de l'économie, et enfin des sciences sociales, ainsi que des combinaisons multidisciplinaires des trois.

3.1.1 Recherche des origines en biologie de la conservation

Le premier récit (voir par exemple Lamarque et al. 2011) évoque les prémises de ce concept dans des articles isolés des années 1970 (par exemple Westman 1977) et son développement au sein du champ de la biologie de la conservation dans les années 1990, avant son utilisation par les autres disciplines scientifiques puis, une fois le concept appuyé par la publication du *Millennium Ecosystem Assessment*, par les sphères politiques et financières (TEEB 2010). Le concept est présenté comme une nouvelle justification, anthropocentrique, à la conservation des espèces. Il entraîne le développement d'un nouveau cadre d'étude des relations entre la nature et les conditions de vie des sociétés. L'atout majeur du concept est sa simplicité et sa capacité à cristalliser l'essence des biens et processus écosystémiques ainsi que les liens qu'ils entretiennent avec les sociétés humaines (Vihervaara 2010).

Ce récit est illustré par exemple par ces quelques lignes tirées d'un article récent (Martin-Lopez et al. 2013) :

« It should be noted that the ecosystem service discipline was gestated with the idea of emphasizing the human dependence on nature (Díaz et al. 2006) in order to build social support towards conservation policies (de Groot et al. 2002; Gómez-Baggethun et al. 2010b) and to facilitate the environmental decision-making through uncovering the importance of ecological processes behind the delivery of ecosystem services (de Groot et al. 2010) »

C'est le constat d'un échec des politiques et réglementations publiques des quarante dernières années qui pousse les biologistes et les acteurs de la conservation à utiliser ce nouveau concept. Exprimé dans un langage économique, il serait plus à même d'être compris par les décideurs publics (TEEB 2010). Wynne-Jones (2010) met en évidence une relation entre l'adhésion d'acteurs de la conservation à l'utilisation de ce nouveau concept et leur adhésion à l'idée que le marché serait plus efficace que les gouvernements pour soutenir les actions de conservation, ce qui illustre l'inscription de ces acteurs dans la pensée libérale.

3.1.2 Recherche des origines en économie

La focalisation sur la littérature économique fournit un second récit sur l'origine du concept de 'services écosystémiques' (Méral 2012 NSS). Cette étude met en évidence des origines du concept contrastées : alors que l'économie classique considère les problèmes environnementaux comme des dysfonctionnements des marchés, et propose d'y pallier en internalisant les pollutions et autres « externalités négatives » aux marchés (par la création de marchés de droits pour les ressources naturelles et le principe de pollueur-payeur), propositions regroupées sous l'expression de '*soutenabilité faible*', des courants hétérodoxes ont proposé de changer de paradigme en subordonnant au respect des régulations naturelles l'économie, qu'ils considèrent incapable de produire les normes assurant la marche de la biosphère (Pearce et Turner 1990, cités par Martinez-Allier 2002). Dans ce cadre de pensée, retenu sous le terme de '*soutenabilité forte*', les économistes appellent à une meilleure compréhension des fonctionnements des écosystèmes et de la dépendance de l'économie à ceux-ci.

Cependant, d'autres réflexions sont développées dans le courant des années 1990, dans une position intermédiaire, avec la montée de '*l'économie de la biodiversité*', qui reposent sur un arsenal d'outils d'évaluation monétaire, issus de la théorie néo-classique. Les prises de décisions y sont considérées comme des analyses coût-bénéfices, qui n'intègrent pas les coûts et avantages liés à la biodiversité. Les auteurs considèrent que la sauvegarde de la biodiversité doit passer par une évaluation monétaire qui puisse être intégrée dans les prises de décision (TEEB 2010).

De ces multiples positions qui préexistent à l'utilisation massive du concept découlent deux grandes orientations : « d'un côté une réflexion plutôt théorique et méthodologique sur les liens entre écosystèmes et socio-systèmes, de l'autre une approche plutôt pragmatique, politique et finalement médiatique sur les coûts monétaires de la perte en biodiversité. » (Méral 2011).

Bien que son premier auteur ait participé à de nombreuses publications dans le cadre de la 'soutenabilité forte', l'article « The value of the world's ecosystem services and natural capital » (Costanza 1997), utilise la démarche néo-classique de l'économie de l'environnement – postuler que la mauvaise gestion des écosystèmes a pour origine l'absence d'intégration de la valeur des services écosystémiques dans le prix des marchandises-, et relève de la 'soutenabilité faible'.

3.1.3 Médiatisation du concept

La popularité de ce concept débute après la publication de l'article de Costanza et al. (1997), qui proposent une méta-analyse des valeurs économiques par hectare et par biome, et estiment une valeur totale des services écosystémiques au niveau mondial trois fois supérieure au PNB mondial.

Il me paraît important de garder à l'esprit qu'outre le caractère nouveau et provocateur de cette étude, son succès peut être mis en relation avec la profusion orchestrée des relais médiatiques qui lui ont été faits.

Le concept a été développé ensuite par les travaux du *Millennium Ecosystem Assessment* (MEA), une étude entreprise à l'interface science-politique par un comité scientifique nommé par la Banque Mondiale, le WRI, le PNUE et le PNUD. Dans cette évaluation, l'ONU a recensé 17 services classés en quatre grands groupes : services d'approvisionnement, services de régulation, services culturels, services de support.

Le plan stratégique pour la biodiversité 2011-2020 adopté en 2010 par le PNUE prévoit un élargissement de l'utilisation de la notion, à travers ses objectifs A.1 « D'ici à 2020, les individus sont conscients de la valeur de la diversité biologique... », et A.2 « D'ici à 2020, les valeurs de la diversité biologiques sont [...] incorporées dans les comptes nationaux... ». Ces objectifs ont été adoptés et traduits par de nombreuses nations, notamment dans la stratégie de l'Union Européenne pour la biodiversité 2010-2020 et en France dans la Stratégie Nationale pour la Biodiversité (2011). Les États européens ont désormais des engagements à mettre en place d'un système d'évaluation et de comptabilité nationale des services écosystémiques.

3.2 Tentatives de définitions plus précises

Plusieurs difficultés liées à la définition du concept de *services écosystémiques* ont été mises en avant dans la littérature.

D'une part, d'autres expressions sont utilisées ('services écologiques', 'services du paysage', 'services environnementaux'), tantôt utilisées comme synonymes, tantôt différenciées, premièrement

par les éléments et processus nécessaires à la production d'un services écosystémique – les 'fournisseurs de services', qui peuvent être des espèces, des communautés ou des structures écologiques, et peuvent être pertinents à l'échelle d'un individu, d'une communauté ou d'un paysage, et deuxièmement par l'intervention de l'Homme dans leur production (Lamarque 2011). Or le choix de la définition utilisée a des conséquences sur les résultats de l'évaluation par exemple cartographique des services écosystémiques et les plans de conservation qui pourraient être proposés (Lamarque et al. 2011).

D'autre part, le positionnement même des services écosystémiques le long du modèle en cascade (Haines-Young et Potschin) - qui sert de support à la distinction entre 'processus', 'fonctions', 'services' et 'bénéfices' - diffère selon les auteurs, les écosystèmes et les services considérés (Lamarque 2011). En particulier, la distinction entre le service et le bénéfice (le moyen et la fin) rendue impérative par l'interdiction de compter deux fois un élément dans les évaluations économiques ('le double-comptage'), interdit l'évaluation des services intermédiaires qui permettent la production du 'service final' évalué (Wallace 2007). En particulier, cette restriction remet en cause l'intégration dans les évaluations des services écosystémiques des 'services de support', dont dépendent les autres services (Wallace 2007, Boyd et Banzhaf 2007). Certains auteurs estiment cependant que ces services intermédiaires, 'indirects', affectent aussi le bien-être humain et doivent être pris en compte (Fisher et Turner 2008, Fisher et al. 2009, Abson & Termansen 2011, Crossman 2013).

3.3 Développement des pratiques d'évaluation des services écosystémiques

3.3.1 Dimension biophysique de l'évaluation

Analyse globale du champ et propositions de schémas d'étude des services des écosystèmes

La recherche sur les services écosystémiques est très fortement marquée par l'implication des interfaces science-politique globales (Meral 2012), et plusieurs initiatives institutionnelles internationales ont pour objectif l'évaluation des services écosystémiques (IPBES) pour leur intégration dans des évaluations nationales², du secteur privé³ ou financier⁴. Dans ce mouvement, des bases de données de valeurs de services écosystémiques (ESVD, deGroot et al. 2012, EVRI) ont

2 United Nations System of Environmental Economic Accounts ; World Bank's Global Partnership WAVES ; GEF funded Project for Ecosystem Services

3 Ecosystem Work Program of the World Business Council for Sustainable Development

4 Ecosystem Marketplace

vu le jour, et avec elles la nécessité d'une harmonisation et / ou d'une lisibilité des résultats des études réalisées. De multiples schémas d'études ont été publiés dans ce sens (Seppelt 2012, Crossman 2013 pour les plus récents).

On y retrouve la caractérisation des '*fournisseurs (naturels) de services*' (SPU, Service Providing Units, Luck et al. 2003) et leur relations fonctionnelles, l'influence des structures des communautés et des facteurs environnementaux sur les fonctions et les propriétés des écosystèmes et sur leur stabilité dans le temps / leur vulnérabilité (Kremen 2005), ainsi que de leur pendants, les '*aires bénéficiant des services écosystémiques*', rappelant que le lieu de fourniture et de consommation d'un service des écosystèmes peuvent être distants (Crossman 2013).

Le schéma directeur général pour les évaluations des écosystèmes proposé par Seppelt et al. (2012) est développé en 5 points : l'objectif et le protocole de l'étude, l'étendue du contexte (écologique, social, économique) étudié, l'évaluation, l'analyse des résultats et les recommandations résultantes, et les retours aux personnes « partie prenante » (*stakeholders*). Les auteurs insistent notamment sur l'explicitation de la définition des services écosystémiques utilisée (voir 2.2), la prise en compte des menaces provenant ou agissant sur les conditions environnementales, économiques ou sociales, l'étude des '*bouquets*' et des *compromis* entre services (voir 2.3.1.3) mais aussi le flux de services écosystémiques et notamment les effets hors du site d'étude.

Cartographie des services écosystémiques

Fournir des valeurs spatialement explicites des services écosystémiques à travers les paysages est considéré comme un élément-clé pour aider aux décisions d'utilisation et de gestion des terres, ainsi qu'à la planification et l'aménagement du territoire. Pour l'heure, les services écosystémiques les plus fréquemment cartographiés sont les services de production et de régulation (Crossman 2013, Martinez-Harms et Balavanera 2012, Egoh et al. 2012), loin devant les services culturels et de support. Si encore récemment la plupart des études ne cartographiaient qu'un unique service, de plus en plus d'études en cartographient de multiples (Crossman 2013, Seppelt 2011).

Un premier type d'étude consiste en des estimations à grande échelle, par extrapolation de valeurs par biome ou par habitat pour des régions ou le monde entier (Turner et al. 2007, Naidoo et al. 2008, Kienast et al. 2011, Burkhard et al. 2012), du type de l'étude-phare de Costanza et al. (1997). Ces approches reposent sur un 'transfert de bénéfice', fondé sur l'hypothèse faible d'une valeur similaire pour l'ensemble des régions d'un même habitat, sans prise en compte de l'hétérogénéité des milieux. Eigenbrod et al. (2010) ont mis en évidence que ces cartographies, basées sur l'utilisation des types de couverture des sols comme approximation des valeurs de services écosystémiques correspondent très mal aux valeurs mesurées sur le terrain, et engendrent

des relations entre les services modélisés différentes des relations trouvées entre les services mesurés. Récemment encore, Kandziora, Burkhard et Müller (2013) ont mis en évidence les erreurs d'évaluation qu'entraîne l'utilisation des classes de couvert du sol CORINE par rapport à des indicateurs issus de bases de données d'utilisation du sol plus complètes. Renforçant ces mises en garde, Di Sabatino et al. (2013) insistent sur la dépendance des évaluations à l'échelle spatiale considérée ainsi qu'aux processus écologiques sélectionnés : l'utilisation d'images aériennes d'une résolution d'1km sous-estime les services écosystémiques, notamment par une sous-estimation de la surface des habitats fragmentés et /ou linéaires comme les cours d'eaux et les zones humides. Pourtant, ce type d'étude reste majoritaire : les méta-analyses (Seppelt et al. 2011, Martinez-Harms et Balvanera 2012) indiquent que les deux-tiers des études analysées reposent sur des données secondaires, souvent non validées, ce qui amène les auteurs à appeler à plus de « réalisme biophysique dans les données et modèles utilisés pour décrire les écosystèmes ».

A l'opposé du spectre, une partie croissante des cartographies de services prennent en compte l'hétérogénéité d'une région et la complexité des interactions biotiques abiotiques impactant les services écosystémiques (Martinez-Harms et Balvanera 2012). Ces études concernent en général un nombre plus restreint de services et fournissent des estimations plus précises mais plus coûteuses à produire. Les modélisations à grandes échelles basées sur des approximations par types d'habitat doivent être laissées à des objectifs de communication sur l'importance des services écosystémiques pour nos sociétés, et des études réalisées pour accompagner des prises de décisions de gestion et d'utilisation des terres doivent l'être à échelle fine dans le contexte local (Van der Biest et al. 2013).

3.3.2 Étude des liens entre biodiversité et services des écosystèmes

Les résultats des expériences de manipulation de la biodiversité indiquent que de nombreux services écosystémiques (notamment l'approvisionnement en produits végétaux, le contrôle de l'érosion, la résistance aux invasions, la régulation des pathogènes) sont dans la majorité des cas positivement influencés par une augmentation de la biodiversité (Balvanera 2006, Quijas 2010, Cardinale et al. 2012). L'influence de la biodiversité sur leur stabilité est mise en avant par plusieurs revues de la littérature, mais semble dépendre de la pression exercée (Balvanera 2006, Cardinale et al. 2012). Des précautions sont cependant à prendre lors de la généralisation des résultats de ces études réalisées à des échelles restreintes à des questions de gestion impliquant des échelles plus larges.

Dans le sens inverse l'érosion de la biodiversité (le taux d'extinction d'espèces, mais aussi la réduction de diversité génétique, de la taille effective des populations) entraîne une érosion de services écosystémiques (Luck et al. 2009, Hooper 2005). De petits changement de biodiversité qui altèrent les réseaux trophiques peuvent également avoir des effets drastiques sur les services écosystémiques d'un paysage (Diaz et al. 2006).

Patrons de distribution de la biodiversité et des services écosystémiques

La biodiversité et les services écosystémiques sont deux notions introduites pour renforcer la conservation de la nature. Parce qu'elles définissent des objets d'études différents, il est possible que les plans de conservation diffèrent selon qu'ils sont construits sur l'une ou l'autre de ces notions. La co-occurrence et les incompatibilités entre biodiversité et services écosystémiques sont donc des sujets de recherche importants pour les biologistes de la conservation qui exploitent ces concepts.

Cependant, il y a encore peu d'études sur le sujet, et la comparaison des schémas de conservation basés sur les zones à haute valeur de biodiversité et à haute valeur de services écosystémiques montrent une correspondance entre les zones à forte valeur de biodiversité et de services écosystémiques tantôt forte (Chan 2006, Turner et al. 2007), moyenne (Egoh et al. 2009) ou faible (O'Farrell 2010). Par ailleurs cette correspondance entre les zones à forte valeur de biodiversité et de services écosystémiques diminue pour les espèces en voie de disparition (Egoh et al. 2009). Au vu des résultats contradictoires, il convient de rester prudent sur la capacité des plans de conservation basés sur la biodiversité à conserver les services écosystémiques de manière satisfaisante et réciproquement.

Dans ce cadre, les auteurs appellent à remplacer les approches centrées sur un indicateur par des approches multi-indicateurs (Qiu et Turner 2013), et mettent également en garde contre une focalisation sur les seuls '*hotspots*', qui cachent le rôle que peuvent avoir des surfaces fournissant apparemment peu de services, et ne permettent pas de repérer l'impact sur la subsistance de populations locales de la diminution et de la production limitée de services en particuliers (O'Farrell 2010). De même, les zones à forte valeur totale de services coïncident peu avec les habitats vulnérables : déjà partiellement dégradés, ceux-ci présentent des services écosystémiques érodés (Turner et al. 2007).

Le maintien de la biodiversité dépend aussi de principes écologiques, comme la complexité structurelle, la connectivité et l'hétérogénéité des paysages (Fisher et al. 2006), qui influencent également la production de services écosystémiques (Latterra et al. 2012), mais risquent d'être perdus de vue dans des approches uniquement centrées sur l'évaluation des services écosystémiques. Une fois de plus, la multiplicité des approches est de rigueur.

3.3.3 Modélisation de services écosystémiques

La compréhension des liens de causalité entre structures, processus, fonctionnement des écosystèmes et services écosystémiques mobilise les approches d'écologie sur les relations entre biodiversité et processus écologiques. En particulier, l'étude des variations des traits fonctionnels des organismes et des communautés apporte des modèles mécanistes expliquant les processus (Diaz et al. 2007).

i) Apports des approches fonctionnelles des communautés

La diversité fonctionnelle des communautés est définie comme « la valeur, la gamme de variation et l'abondance relative des traits des organismes d'un écosystème » (Diaz et al. 2007), les traits étant définis comme « les caractères morphologiques anatomiques, biochimiques, physiologiques ou phénologiques mesurables sur un individu » (Lavorel et al. 1997, Violle et al. 2007). Des '*traits fonctionnels*' ont été définis dans la perspective de classer les espèces selon des fonctions partagées (Lavorel et al. 1997). En termes de causalité, certains traits, appelés '*traits de réponse*', répondent fortement aux variations du milieu, tandis que d'autres, les '*traits d'effet*', expliquent des variations de fonctionnement des écosystèmes (Violle et al. 2007). Dans la pratique, les traits mesurés sont des traits (relativement) facilement mesurables (traits '*softs*') qui sont bien corrélés aux traits physiologiques qui eux sont en lien direct avec les fonctions des plantes, mais plus coûteux à mesurer (traits '*hard*') (Hodgson et al. 1999).

L'ensemble des traits d'une plante (ou son '*syndrome de traits*') peut être utilisé pour la classer au sein de '*types fonctionnels de plantes*' qui distinguent des grandes catégories de stratégies fonctionnelles. Ces stratégies sont réparties le long d'un « spectre d'économie de la feuille », illustrant un gradient de six traits foliaires : (1) la densité des feuilles, (2) la capacité photosynthétique (le taux d'assimilation de carbone par la photosynthèse), (3) l'azote des feuilles (nécessaire à la synthèse de protéines), (4) le phosphore des feuilles (nécessaire aux molécules d'ADN, d'ATP, la « monnaie énergétique des cellules »), (5) le taux de respiration à l'obscurité (qui reflète le niveau de métabolisme dans la feuille, le recyclage des protéines), (6) la durée de vie des feuilles (corrélée à la densité des feuilles) (Wright et al. 2004). Ce spectre oppose les espèces dites *exploitatrices*, qui présentent des feuilles à durée de vie courte, à faible densité, et valeurs élevées d'azote et de phosphore associées à un taux métabolique et une absorption photosynthétique élevés, aux espèces dites *conservatrices*, qui présentent des feuilles à durée de vie longue et forte densité, associées à des taux métaboliques et photosynthétiques et des teneurs en azote et phosphore plus faibles. Le premier pôle correspond aux espèces exploitatrices, qui présentent des capacités de captation des ressources et des taux de croissance élevés ; le second pôle correspond aux espèces conservatrices, aux capacités de captation des ressources et aux taux de croissance faibles (Lavorel et al. 1997). Récemment, les différences de teneur en matière sèche des feuilles ont été utilisées comme base de la typologie des Graminées de l'outil Div'Herb exploité au chapitre Z (Duru et al. 2009).

Les traits d'une espèce varient également selon les conditions environnementales biotiques

et abiotiques, pratiques agricoles comprises, de manière non-négligeable. Ces variations ont été mises en évidence dans divers environnements (Albert et al. 2010, Messier et al. 2010, Jung et al. 2010, Kichenin et al. 2013, Hulshof et al. 2013). Les études des relations fines entre environnement, traits végétaux et propriétés des écosystèmes nécessitent donc la mesure des traits de plantes pour tous les types d'habitats étudiés (Garnier et al. 2007).

Les modèles « réponse-effet » proposent de modéliser les relations entre facteurs environnementaux et processus (et services) écosystémiques via les liens de causalités existant entre les facteurs environnementaux et les traits de réponses et entre les traits d'effets et les processus (Lavorel et Garnier 2002). Ceci est permis par la superposition des traits d'effets et des traits de réponses. Le spectre économique de la feuille, par exemple, détermine à la fois la réponse des espèces à la disponibilité des ressources et est corrélé à la production de biomasse, une propriété importante pour les services de production.

L'hypothèse du '*rapport de masse*' (Grime 1998) propose que le fonctionnement d'un écosystème à un instant donné soit déterminé par les traits fonctionnels des plantes qui contribuent le plus à la biomasse de cet écosystème. Sous cette hypothèse les propriétés des écosystèmes, qui sous-tendent les services écosystémiques, peuvent être prédites par les traits moyens des communautés végétales, pondérés par l'abondance des espèces les plus fréquentes (par exemple composant un total d'au moins 80% de la communauté), ce que confirment les résultats théoriques et empiriques (Garnier et al. 2004, Diaz et al. 2007, Lavorel 2013). Les processus des écosystèmes et les services écosystémiques qui en découlent peuvent être sous l'influence des traits moyens des communautés de plantes, (par exemple la quantité et la décomposabilité de litière, Cornwelle et al. 2005, Lavorel et al. 2011), en complémentarité avec les traits moyens des communautés microbiennes (par exemple la matière organique du sol, Grigulis et al. 2013), et d'interactions entre eux (Legay et al. 2013).

Par ailleurs, la diversité fonctionnelle définie comme la valeur, la gamme de variation et l'abondance relative des traits fonctionnels de plantes d'un écosystème (Diaz et Cabino 2001), bien que souvent secondaire par rapport aux effets des espèces dominantes (par exemple Lavorel et al. 2011), améliore l'explication de la variabilité des processus et services écosystémiques (voir par exemple Butterfield et Suding 2013, Conti et Díaz 2013, Grigulis et al. 2013). Les quelques études détaillant l'effet de la diversité fonctionnelle aboutissent parfois à des effets contradictoires : par exemple, un effet négatif de la diversité fonctionnelle de la hauteur végétative sur la production de biomasse (Conti et Díaz 2013, Grigulis et al. 2013) comme son contraire (Butterfield et Suding 2013) ont été mis en évidence. Lavorel (2013) suggère que les relations observées dans les études de terrain pourraient être restreintes à une portion de la courbe théorique en cloche décrivant la relation entre valeurs de traits agrégés à la communauté et diversité fonctionnelle (LeMaire, 1997),

ce que pourrait corriger des approches expérimentales qui sélectionnent des combinaisons indépendantes de valeurs de traits agrégés à la communauté et diversité fonctionnelle (Diaz et al. 2013).

ii) Apports de l'écologie du paysage

L'interaction entre les recherches sur les services écosystémiques et l'écologie du paysage est encore émergente, et appelle à une meilleure compréhension des liens entre les structures du paysage, les mouvements des organismes et les flux de matière à travers le paysage (les fonctionnalités du paysage) et la fourniture des services écosystémiques (Mitchell et al. 2013).

La pollinisation fait partie des services écosystémiques les plus souvent modélisés (Seppelt 2011, Lautenbach et al. 2012), sans doute par son caractère emblématique de la dépendance d'une partie de l'agriculture aux écosystèmes. Sa modélisation par des modèles simples (INVEST Nelson) ou complexes (Lonsdorf et al. 2009, Lautenbach et al. 2012) est un exemple de la participation de la biologie des populations aux évaluations des services écosystémiques. Les résultats montrent que la diminution des populations de pollinisateurs est expliquée par plusieurs facteurs, dont la perte des habitats semi-naturels, leur fragmentation, l'augmentation de l'utilisation de pesticides, la propagation de pathogènes (Kremen et al. 2007, Lautenbach et al. 2012).

L'étude de l'influence de la connectivité, de la composition, de la diversité ou de la complexité du paysage sur la fourniture de la pollinisation ou de la régulation des pestes (Bianchi, Booij and Tscharntke 2006, Tscharntke et al. 2012), a été parfois élargie aux services de production et de régulation (par exemple Laterra et al. 2012), comme elle l'avait été à la biodiversité (voir par exemple Lindborg et Eriksson 2004, Östeer 2007, Gaujour 2012).

L'état des lieux des connaissances sur l'influence des dynamiques et processus à l'échelle du paysage sur les services écosystémiques fait l'objet d'une revue plus détaillée au chapitre 3.

3.3.4 Étude des interactions entre services, identification des bouquets de services écosystémiques

i) Analyses des 'hotspots' (points chauds) de services

Une partie des exercices de cartographie est accompagnée d'une localisation des 'hotspots' de services, définis comme des zones qui combinent de multiples services écosystémiques, des valeurs élevées de multiples services écosystémiques ou une valeur totale des services écosystémiques élevée, sur le modèle des 'hotspots' de biodiversité (Gos et Lavorel 2012). Une description des méthodes d'analyse des 'hotspots' se trouve **chapitre 1**. Cet exercice de localisation des hotspots est généralement réalisé dans le cadre d'évaluations et/ ou de comparaisons de stratégies de

conservation basées sur les zones à fortes valeurs de services écosystémiques à des stratégies de conservation actuelles et / ou centrées sur des zones à forte biodiversité (Chan et al. 2006, Egoh et al. 2008, O'Farrell et al. 2010...). Ces études de conservation ont souvent porté une attention particulière à la prise en compte de multiples services.

ii) Analyse des trade-offs

De nombreux cadres conceptuels (MEA, Seppelt et al. 2012, Crossman 2013, Mouchet et al. soumis) intègrent l'étude des interactions entre services, et l'étude des compromis ('trade-offs') entre services est mise en avant dans de nombreuses publications. Mouchet et al. (soumis) distinguent les *associations*, positives ou négatives, détectées dans un espace et à un moment donnés, des relations stables dans le temps ou l'espace : les *synergies* (relations positives) et les *compromis* (ou '*trade offs*', associations négatives), sur le modèle des interactions biotiques de l'écologie des communautés. Si des compromis dans l'espace a déjà été mis en évidence dans les analyses de la coïncidence de services associée aux exercices de cartographie sus-mentionnés, Mouchet et al. font remarquer que peu d'études portent sur l'évolution des associations entre services dans le temps.

Si de nombreuses études, sur le modèle de l'étude de Costanza (1997), passent par la sommation des services écosystémiques en une 'valeur économique totale' ou une valeur totale de services, ce qui suppose que les services écosystémiques soient équivalents et substituables, les cadres de recherche reconnaissent que les services écosystémiques ne sont pas indépendants les uns des autres, mais interconnectés dans des 'bouquets de services' (Bennet, Peterson 2009, MEA 2005), définis comme « des patrons de services écosystémiques qui apparaissent de manière répétée dans le temps, l'espace, ou les représentations des personnes interrogées »⁵ (adapté de Raudsepp-Hearne 2010).

L'analyse de ces bouquets permet l'identification de régions partageant des caractéristiques similaires, d'arbitrages spatiaux entre services (Raudsepp-Hearn, 2010), ou de représentations similaires ou conflictuelles entre acteurs (Martin-Lopez et al. 2013). Les analyses multivariées de ces bouquets permettent en outre d'identifier les facteurs qui influencent les associations ou les bouquets de services écosystémiques (Lamarque et al. 2013, Martin-Lopez et al. 2013), ainsi que leur participation à l'explication de la variation du bouquet (Lamarque et al. 2013, Legay et al. 2013, voir aussi **chapitre 2**).

5- “a set of ecosystem services that repeatedly appear together across space, time, or people representations”

3.3.5 Dimension économique de l'évaluation

Si les articles de références mettent l'accent sur l'articulation des évaluations écologiques, économiques et sociales des services écosystémiques (De Groot et al. 2010, Martin Lopez et al. 2013), Serpantie et al. (2012, Vertigo) font remarquer que la dimension sociale reste souvent marginale dans les considérations et les études réalisées.

L'étude de Mouchet et al. (soumis), qui caractérise différents types de compromis entre les dimensions de fourniture et de demande en services écosystémiques (*supply-supply*, *supply-demand*, *demand-demand*), participe à cette approche multidisciplinaire de l'évaluation des services écosystémiques.

3.4 Autres débats nécessaires à l'utilisation des services écosystémiques

3.4.1 En écologie

Bien qu'inscrite dans le discours du développement durable et de la nécessité de préserver la biodiversité pour le futur (MEA 2005), la notion des services écosystémiques en elle-même contient peu de références à la durabilité des systèmes biologiques. Ce constat a amené plusieurs propositions de cadres d'études rapprochant l'évaluation des services écosystémiques à d'autres notions, plus directement liées à la dynamique des systèmes. Parmi celles-ci, les notions de *résilience* et d'*intégrité* ont été mobilisées.

La résilience écologique est définie comme « la quantité de changement ou dégradation qui entraîne le basculement d'un écosystème d'un état maintenu par un jeu de processus et structures qui se renforcent mutuellement à un état alternatif maintenu par un autre jeu de processus et de structures »⁶ (Holling 1973, Peterson 2000). Bennet et al. (2009, EcolLetter) font le lien avec les services écosystémiques et avancent que les variables indicatrices de résilience sont souvent à rechercher parmi les services de régulation. Ils appellent à étudier les comportements - notamment les changements de régime - des bouquets de services lorsqu'un ou plusieurs services de régulation sont dégradés. En prenant l'exemple des récifs coralliens, ils font l'hypothèse que la résilience des écosystèmes pourrait être réduite par la dégradation de services de régulation sans que les autres services en soient affectés de prime abord, ce qui suggère l'intérêt de ne pas se contenter d'étudier

6- the amount of change or disruption that will cause an ecosystem to switch from being maintained by one set of mutually reinforcing processes and structures to an alternative set of processes and structures (Holling 1973)

les services écosystémiques mais d'inclure dans les études d'autres indicateurs de l'état des écosystèmes.

L'*intégrité* des écosystèmes, ou l'état de santé des écosystèmes décrivent les fonctions fondamentales des écosystèmes, nécessaires à la stabilité des communautés biologiques, et pourraient remplacer la catégorie problématique des 'services de support' (Kandziora et al. 2013). Les auteurs proposent d'y évaluer plusieurs indicateurs, parmi lesquels l'équilibre énergétique du système, ses capacités de rétention, la réduction des pertes de nutriments, l'hétérogénéité, et la diversité biologique. Si ces indicateurs d'intégrité montrent des patrons globalement similaires aux patrons des services de régulation, les différences attendues localement amènent les auteurs à appeler à l'évaluation simultanée de l'intégrité des écosystèmes et des services écosystémiques (Kandziora et al. 2013).

3.4.2 *En économie et en sciences sociales*

La littérature sur les évaluations économiques des services écosystémiques renferme un important débat sur le lien entre évaluation monétaire et marchandisation (voir **encart 1**, annexes). L'importance croissante de l'utilisation des d'outils de marché, en particulier des paiements pour des services écosystémiques, a également suscité une foisonnante réflexion sur ses conséquences (Pirard et al. 2012).

Les services écosystémiques pris en compte dépendent de l'échelle de valeurs du narrateur (Martin-Lopez, 2012). En particulier, si les articles théoriques incluent les dimensions écologiques, sociales et économiques dans les évaluations des services écosystémiques, rares sont les études qui les intègrent toutes trois (Jax et al. 2013, Martin-Lopez 2013). De plus, l'influence du regard de l'évaluateur sur l'orientation des évaluations et des discours de support à la décision a été récemment évoquée (Jax et al. 2013, Crossmann et al. 2013, voir encart 2, annexes).

Enfin, l'étude de l'interaction entre niveaux de services écosystémiques disponibles et bien-être humain est encore peu développée, malgré qu'elle soit inscrite dans le concept même de services écosystémiques (Reyers et al. 2013). Certaines études préliminaires aboutissent au paradoxe d'un bien-être croissant malgré une dégradation des services écosystémiques (Raudsepp-Hearne 2010, mais voir Nelson 2011). Une première représentation des interactions entre services écosystémiques et bien-être a été récemment discutée (Kandziora et al. 2013, Reyers et al. 2013, Nagendra et al. 2013.).

4 Objectifs et structure de la thèse

4.1 Objectifs et questions

Cette thèse a pour objectif général de contribuer à la compréhension des liens entre propriétés et services écosystémiques aux trois niveaux d'organisation que sont la parcelle, le paysage et l'exploitation agricole, nécessaires à l'identification des orientations possibles d'une intensification écologique des pratiques d'élevage.

Dans cette objectif, plusieurs questions sont abordées, qui renvoient aux trois niveaux d'organisation mentionnés ci-dessus, et ont structuré les approches des études réalisées.

Question 1 : Comment les conditions abiotiques, biotiques et de pratiques agricoles conditionnent-elles la production de 'bouquets' de services potentiels par les prairies ?

Question 2 : La configuration du paysage conditionne-t-elle les 'bouquets' de services potentiels produits par les prairies ?

Question 3 : La diversité des systèmes fourragers génère-t-elle une diversité de bouquets de services écosystémiques des exploitations agricoles ?

Les résultats de ces études à trois niveaux d'organisation distincts alimentent une réflexion sur l'intérêt de l'approche par les bouquets de services écosystémiques dans les réflexions autour de l'intensification écologique de l'élevage.

4.2 Structure de la thèse

La thèse est structurée autour de la présentation des résultats obtenus autour des trois questions de recherche.

Le **chapitre 1** est une discussion préliminaire sur l'impact du choix de seuils dans la classification des valeurs de services écosystémiques en classes discrètes. Y est discuté le lien avec l'importance accordée aux différents services par les partis concernés. Ce chapitre est l'objet d'un article publié dans *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services & Management* : Gos P. et Lavorel S., *Stakeholders' expectations on ecosystem services affect the assessment of ecosystem services hotspots and their congruence with biodiversity*. *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services & Management* (8, 1-2, 93-106).

Le **chapitre 2** consiste en une analyse de l'influence des facteurs abiotiques, des traits fonctionnels des communautés végétales et des usages sur les bouquets de propriétés des écosystèmes qui soutiennent les services écosystémiques. L'étude est l'occasion d'évaluer la dégradation de la prédiction des variations des propriétés des écosystèmes par l'utilisation d'un modèle restreint aux types d'usages du sol.

Le **chapitre 3** est une étude de l'influence des facteurs paysagers sur la répartition des niveaux de services fournis à travers le territoire de référence.

Le **chapitre 4** est une proposition de méthode pour l'intégration de l'évaluation des services écosystémiques à l'étude des fonctionnements fourragers des exploitations agricoles.

Le **chapitre 5** est une synthèse et mise en perspective des travaux présentés aux chapitres précédents.

Les chapitres 1 à 4 sont rédigés sous forme d'articles de revues scientifiques, les chapitres 1 à 3 sont rédigés en anglais en vue d'une publication dans des revues internationales. Ils peuvent être lus séparément, ce qui occasionne quelques redondances entre chapitres.

5 Description du site d'étude :

Les trois études présentées aux chapitres 2, 3 et 4 ont été réalisées dans le secteur des Quatre Montagnes, à l'extrémité nord du massif Vercors, sur le plateau de Méaudre (45°07'N, 5°31' E) , qui couvre les communes d'Autrans et Méaudre, dans l'Isère, et de l'alpage associé, « La Molière», et appartient au Parc naturel régional du Vercors, sans être inclus dans la réserve naturelle du Parc.

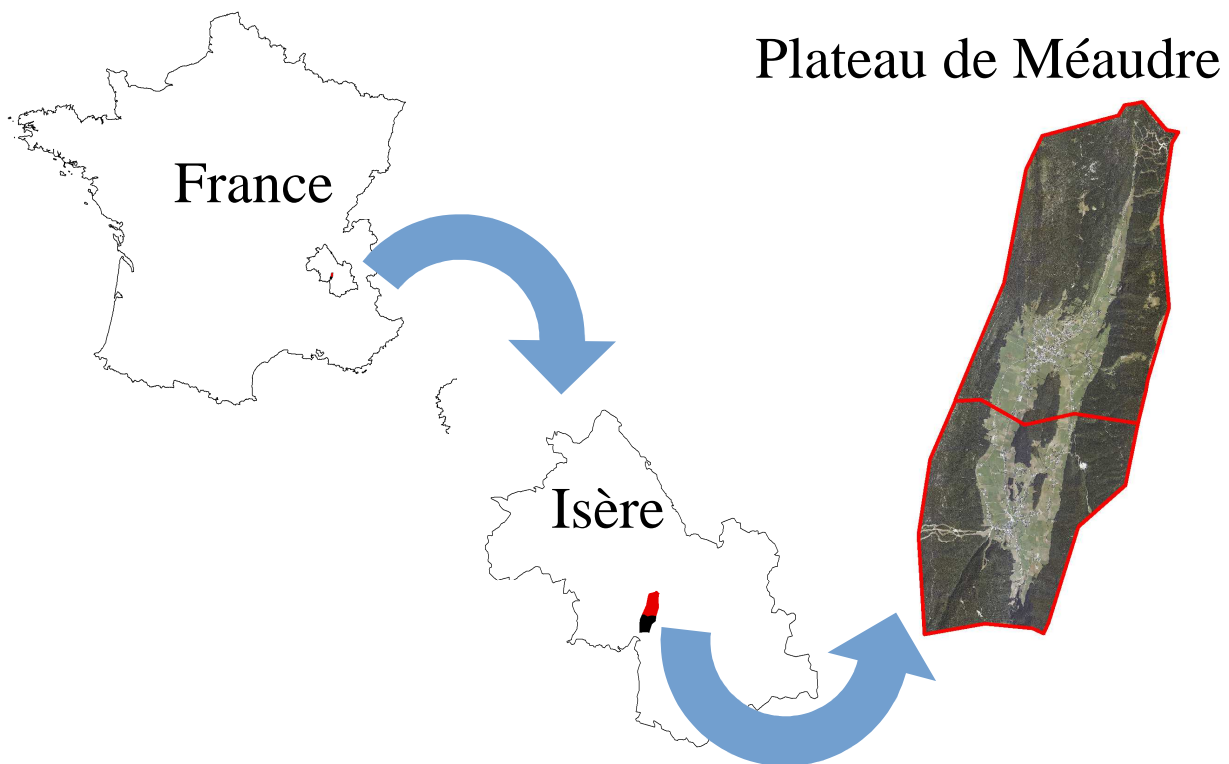


Figure 1 : Localisation du territoire d'étude

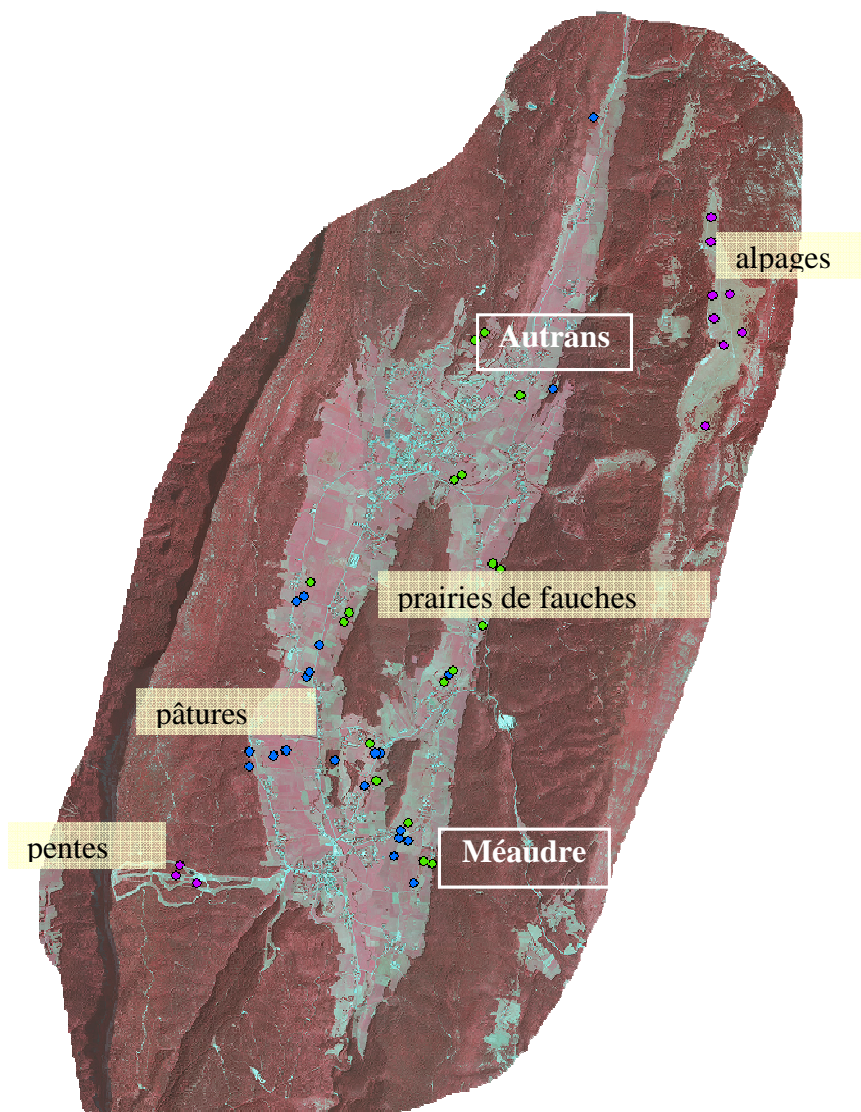


Figure 2 : Répartition des parcelles échantillonnées sur le territoire d'étude

En bleu les parcelles de fauche, en vert les pâtures, en rose, les prairies d'alpage.

5.1 Description biophysique

Le site d'étude se trouve dans le nord du Vercors, dans le secteur des Quatre Montagnes, sur le plateau du Val d'Autrans (communes d'Autrans et Méaudre) qui appartient au Parc Naturel Régional du Vercors (45°07'N, 5°31' E). Ce territoire de référence s'étale sur 78 km², et son altitude varie entre 930 et 1311m. La roche mère est un massif calcaire à calcaire marneux, recouvert d'alluvions du Quaternaire sur le plateau (alluvions actuelles décarbonatées hydromorphes, molasses indifférenciées, gréseuses ou gréso-marneuses du miocène, moraines glaciaires (wurmiennes) des chaînes subalpines) (Bravard et al. 1978, carte 1/50000 BRGM).

Le site est caractérisé par un climat régional moyen pluvieux (1 417 mm/an) et tempéré (8,8 °C de moyenne annuelle) (Bigot et Rome 2010), une amplitude thermique importante (-21°C en février 2012 à 28°C en août 2012). Le début de la période de végétation (correspondant aux premières températures journalières moyennes cumulées positives) a commencé au 06 mars en 2011 et au 21 mars en 2012.

Les communes de Méaudre et Autrans sont dominées par un couvert forestier (70 % des surfaces), dont les limites sont stables depuis au moins les années 1950 (Lasseur 2012, Lefebvre 2012, Sheeren & Balent, 2011) ce qui se rapproche des résultats trouvés pour la réserve des Hauts Plateaux du Vercors, qui a connu une phase de progression des ligneux entre 1825 et 1955 essentiellement, reliées à des modifications des pratiques agropastorales et sylvicoles (UMR PACTE & UMR LECA, 2010).

Sur le plateau de Méaudre, plus de 95 % des surfaces agricoles sont consacrées à des prairies (temporaires ou permanentes). Quelques parcelles sont attribuées à des cultures, essentiellement des céréales, deux petites parcelles étant déclarées en légumes-fleurs en 2010 (registre parcellaire graphique 2010, Géoportail). Il est intéressant de noter que 60 % des surfaces de prairies sont des habitats d'intérêts communautaires ; la commune comprend également quelques hectares d'habitats d'intérêts communautaires, retenus prioritaires pour les sites riches en orchidées (source : CBNA, 200x.).

	Surface (ha)	Surface (%)
Bois, forêts	5808	69
Cultures	154	2
Landes et fourrés	146	2
Prairies	1538	18
Zones humides	45	1
Zones urbaines	363	4

Tableau 1 : principaux types de couverts du plateau de Méaudre (d'après Lefèvre 2012)

5.2 Typologie des prairies et échantillonnage

Au printemps 2012 (de mai à début juillet), nous avons caractérisé les prairies du plateau (1037 recensées sur le Val d'Autrans) par estimation visuelle de la fréquence de types de plantes et la physionomie du couvert végétal selon la typologie GIS Alpes du Nord (2002). Cette typologie est fondée sur des études qui définissaient des valeurs d'usage – une qualité de la prairie correspondant aux attentes de l'agriculteur- des prairies des Alpes du Nord selon quatre critères : la dynamique de la biomasse aérienne durant le premier cycle et les repousses, l'évolution de la valeur alimentaire du fourrage (la teneur en azote et la digestibilité du fourrage), la « récoltabilité » des fourrages

produits, et la dynamique de végétation de couverts (Jeannin, Fleury et Dorioz 1991). Cette typologie combine le pourcentage de dicotylédones non légumineuses comme indicateur des interactions entre la précocité de fauche et la fertilisation, et la physionomie des graminées comme indicateur du niveau trophique et de la disponibilité hydrique du milieu (Jeannin, Fleury et Dorioz 1991). Pour faciliter l'analyse, la typologie a été simplifiée (**Tableau 2**).

De mars à juin 2011, et de mars à juin 2012 nous avons échantillonné 38 parcelles en nous basant sur une pré-estimation visuelle de leur niveau d'intensité d'usage de fauche et de pâture, sur lesquelles nous avons réalisé les mesures de terrain décrites ci-après. Devant la faible discrimination des types de prairies de la classification GIS sur la base des propriétés mesurées (Loucougaray, document de travail, MOUVE), nous avons simplifié la typologie GIS. En nous basant sur les dires d'experts et les observations de terrain, nous avons distingué les fauches des pâtures, divisé chaque type en 6 sous-types (M1 à M6 et P1 à P7) ordonnés selon une intensité d'usage décroissante. Tous les types majoritaires dans le paysage (M1, M3, M5, P1 et P5, voir **tableau 2**) ainsi que les types de prairies de fauche intensive M2 et extensive M5 et M6 se sont avérés avoir été échantillonnés. Nous avons ensuite utilisé ces types simplifiés comme approximations de l'usage des terres.

Types	Types de prairies GIS	Description	Proportion dans le paysage (%)
M1	Fp1, Fp2, PTluz, PT	<i>prairie de fauche intensive équilibrée; Prairie temporaire luzerne dominante ou à mélange graminées-légumineuses</i>	16,2
M2	Fm1-B1, Fb3	<i>prairie de fauche intensive à risques (qualité du foin)</i>	1,5
M3	Fp3	<i>prairie de fauche moyenne équilibrée</i>	19,5
M4	Fm3, Fm4, Fb2, Fb4	<i>prairie de fauche moyenne équilibrée</i>	18,5
M5	Fp4	<i>prairie de fauche extensive équilibrée</i>	1,6
M6	Fm5, Fm6	<i>prairie de fauche extensive équilibrée</i>	1,6
P1	Pm1, Pm2, Pm3, Pb1	<i>pâturage intensive équilibrée</i>	19,9
P2	Pm4-B4, Pb3	<i>pâturage intensive à risques</i>	0,7
P3	Pe1, Pe2	<i>pâturage intensive à risques</i>	0,4
P4	Pb2	<i>pâturage moyenne équilibrée</i>	0,2
P5	Pp3	<i>pâturage moyenne équilibrée</i>	7,7
P6	Pp1, Pp2	<i>pâturage extensive équilibrée</i>	1,1
P7	Pe3, Pe3-B5	<i>pâturage extensive à risque d'enfrichement</i>	0,3

Tableau 2 : Description des types de prairies simplifiés et correspondance avec les types GIS

5.3 Contexte d'activité et fonctions attendues de l'élevage pour les acteurs du Vercors

5.3.1 *Contexte d'activité*

La zone d'étude se situe en bordure du parc naturel régional du Vercors, mis en place depuis 1960, et qui structure beaucoup les enjeux environnementaux locaux, comme en témoigne par exemple son rôle central dans la mise en place des concours 'prairies fleuries'. En parallèle, la zone, en proximité de l'agglomération de Grenoble, subit une forte influence urbaine et touristique que les projets de construction d'infrastructures de transport entre Grenoble et le plateau de Saint-Nizier pourraient renforcer, s'ils étaient mis en place. Dans un secteur agricole en déprise, on observe le développement d'une filière laitière soucieuse de qualité, qui repose sur l'AOP du fromage Bleu du Vercors-Sassenage. La filière lait, en particulier autour de cet AOP prédomine sur le plateau, et est l'enjeu le plus fréquemment mentionné par les acteurs (Dobremez et al. 2012). En particulier, la pérennisation de l'activité de la coopérative laitière Vercors-Lait est l'enjeu le plus souvent évoqué, en tant que seul outil collectif sur le plateau (elle regroupe production, transformation et vente directe). Sa pérennisation passe par l'augmentation des tonnages laitiers produits, ce qui, dans un contexte de réduction du nombre d'exploitations, implique une intensification de la production des exploitations participantes. Une partie des exploitants ont choisi de rester indépendants de cette coopérative avec leurs propres ateliers de transformation et de vente directe, mais certains font tout de même collecter leur surplus de lait par la coopérative. En parallèle, un foisonnement d'initiatives peu coordonnées se développent, autour des produits fermiers ou du label bio (Debromez et al. 2012). L'alpage quant à lui a longtemps majoritairement servi aux troupeaux d'ovins transhumants, dont la taille des troupeaux a diminué à partir du milieu du vingtième siècle jusqu'à ce qu'ils soient totalement remplacés par un troupeau d'environ 300 génisses d'un groupement pastoral à partir de 1986 (Deleglise 2011, thèse de doctorat). Le pâturage extensif actuel entretient des pâturages ouverts, ainsi que des pelouses de sols calcaires, classées d'intérêt communautaire (Loucougaray *et al.* 2007).

Le territoire est également sous l'influence de la proximité des villes de Lyon, Grenoble et Valence, qui s'exprime à plusieurs niveaux. Les agglomérations permettent la vente des produits issus de l'élevage, de même que la fréquentation des touristes en visite sur le plateau (Marin 2012, rapport de stage). Par ailleurs, les urbains recherchent dans ce territoire des activités de loisir de montagne : en témoignent plusieurs imposants centres d'hébergement collectif construits sur les communes d'Autrans et Méaudre. L'alpage de la Molière en particulier est un lieu de fréquentation touristique estival important. Enfin, la proximité des villes fait du territoire un lieu de péri-urbanisation qui connaît une croissance de la population depuis le milieu du vingtième siècle, ce qui entraîne une pression sur le foncier mécanisable (MOUVE, document de travail, 2011).

5.3.2 *Fonctions attendues de l'élevage*

Un travail d'enquête coordonné par Laurent Dobremez (IRSTEA, Grenoble) dans le cadre du projet MOUVE a permis de mettre en lumière les fonctions attendues de l'élevage et les enjeux et débats existants sur le Vercors et sur le secteur des Quatre Montagnes en particulier. Ces entretiens (28) ont été menés auprès d'élus locaux (5 dont 3 éleveurs), de techniciens et responsables professionnels (9), d'acteurs de la filière AOP Bleu du Vercors (3 dont 2 éleveurs), d'associations environnementalistes (3), du Parc Naturel Régional du Vercors (5), et des administrations locales (3), assurant ainsi une pluralité des points de vues recueillis, répartis équitablement entre acteurs impliqués dans l'élevage ou les filières associées, et les acteurs impliqués dans la gestion plus globale du territoire.

L'image globale qui en ressort est une représentation multifonctionnelle de l'élevage. Celui-ci est très attendu sur des rôles d'entretien du paysage, de gestion de l'environnement, et doit assurer le revenu des éleveurs et permettre le maintien d'une activité économique locale. L'activité agricole a également une fonction identitaire et patrimoniale. Dans le détail, les attentes variaient selon les acteurs : si l'entretien du paysage était évoqué par des acteurs des différents groupes, une partie importante des acteurs des filières d'élevage évoquait essentiellement ou exclusivement la création d'un revenu agricole, et la biodiversité était exclue de la quasi-totalité de leur discours, tandis que les acteurs de la gestion du territoire mettaient plus fréquemment en avant une vision multifonctionnelle (Dobremez et al. livrable T.1, MOUVE 2012).

5.3.3 Enjeux identifiables à des dynamiques d'intensification écologique

Parmi les enjeux repérés sur le plateau du Vercors, le couplage des préoccupations relatives au développement de la filière laitière et, entre autres, de l'AOP Bleu du Vercors, des produits de terroir et/ou du bio avec l'amélioration des modes de conduite des prairies et l'entretien de l'espace paraît être une des voies éventuelles d'étude des possibilités d'intensification écologique. Il y a surtout des débats et des controverses sur les modes d'intensification des prairies en relation avec la biodiversité et avec l'adaptation aux sécheresses, plus fréquentes depuis 2003. En particulier, deux orientations semblaient se dégager des entretiens : (i) comment tirer parti de la diversité des prairies pour améliorer la résilience du système fourrager (notamment face à des épisodes de sécheresses) tout en conservant l'autonomie fourragère, et (ii) comment produire une quantité importante de façon autonome tout en maintenant une diversité de prairies et une diversité d'espèces.

6 Références

- Albert, C. H., Thuiller, W., Yoccoz, N. G., Douzet, R., Aubert, S., & Lavorel, S. (2010). A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra-vs. interspecific variability in plant traits. *Functional Ecology*. 24(6), 1192-1201.
- Abson, D.J. & Termansen, M. (2011) Valuing Ecosystem Services in Terms of Ecological Risks and Returns. *Conservation biology*. 25, 250-258.
- Balvanera, P., Pfisterer, A. B., Buchmann, N., He, J. S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D., & Schmid, B. (2006). Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology letters*. 9(10), 1146-1156.
- Barnosky, A. D., Hadly, E. A., Bascompte, J., Berlow, E. L., Brown, J. H., Fortelius, M., ... & Smith, A. B. (2012). Approaching a state shift in Earth's biosphere. *Nature* 486:52-58.
- Bennett, E. M., Peterson, G. D., & Gordon, L. J. (2009). Understanding relationships among multiple ecosystem services. *Ecology letters*. 12(12), 1394–1404.
- Bianchi, F. J. J. A., Booij, C. J. H., & Tscharntke, T. (2006). Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society - Biological Sciences*. 273(1595), 1715-1727.
- Billeter, R., Liira, J., Bailey, D., Bugter, R., Arens, P., Augenstein, I., ... & Edwards, P. J. (2008). Indicators for biodiversity in agricultural landscapes: a pan-European study. *Journal of Applied Ecology*. 45(1), 141-150.
- Bommarco, R., Kleijn, D., & Potts, S. G. (2013). Ecological intensification: harnessing ecosystem services for food security. *Trends in Ecology & Evolution*. 28(4), 230-238.
- Boyd, J., & Banzhaf, S. (2007). What are ecosystem services? The need for standardized environmental accounting units. *Ecological Economics*. 63(2), 616-626.
- Bravard, A. H., Fournier, Y., & Gidon, D. M. and Monjuvent G. (1978). Carte géologique à 1/50000, feuille de Grenoble. Tech. rept. BRGM Ed.
- Burkhard, B., Kroll, F., Nedkov, S., & Müller, F. (2012). Mapping ecosystem service supply, demand and budgets. *Ecological Indicators*. 21, 17-29.
- Butterfield, B. J., & Suding, K. N. (2013). Single-trait functional indices outperform multi-trait indices in linking environmental gradients and ecosystem services in a complex landscape. *Journal of Ecology*. 101(1), 9-17.

- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., ... Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*. 486, 59–67.
- Cassman, K. G. (1999). Ecological intensification of cereal production systems: Yield potential, soil quality, and precision agriculture. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 96(11), 5952-5959.
- Chan, K. M. A., Shaw, M. R., Cameron, D. R., Underwood, E. C., & Daily, G. C. (2006). Conservation planning for ecosystem services. *PLoS biology*. 4(11), e379.
- Chevassus-au-Louis, B., & Griffon, M. (2008). La nouvelle modernité: une agriculture productive à haute valeur écologique. *Déméter*. 7-48.
- Conti, G., & Díaz, S. (2013). Plant functional diversity and carbon storage—an empirical test in semi-arid forest ecosystems. *Journal of Ecology*. 101(1), 18-28.
- Coordination SUD. (2013). Répondre aux défis du XXI^e siècle avec l'agro-écologie : pourquoi et comment ?. *Coordination SUD - Etudes et Analyses*. 62p.
- Cornwell, W. K., Cornelissen, J. H., Amatangelo, K., Dorrepaal, E., Eviner, V. T., Godoy, O., ... & Westoby, M. (2008). Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters*. 11(10), 1065-1071.
- Costanza, R., d'Arge, R., De Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., ... & Van den Belt, M. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*. 387(6630), 253-260.
- Crossman, N. D., Burkhard, B., Nedkov, S., Willemen, L., Petz, K., Palomo, I., ... Maes, J. (2013). A blueprint for mapping and modelling ecosystem services. *Ecosystem Services*. 1–11. doi:10.1016/j.ecoser.2013.02.001
- de Bello, F., Lavorel, S., Díaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J. H. C., Bardgett, R. D., ... Harrison, P. a. (2010). Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation*. 19(10), 2873–2893. doi:10.1007/s10531-010-9850-9
- de Groot, R.S., Wilson, M.A., Boumans, R.M.J., (2002). A typology for the classification, description and valuation of ecosystem functions, goods and services. *Ecol. Econ*. 41, 393–408.
- de Groot, R.S., Alkemade, R., Braat, L., Hein, L., Willemen, L., (2010). Challenges in integrating the concept of ecosystem services and values in landscape planning, management and decision making. *Ecol. Complex*. 7, 260–272.

- de Groot, R., Brander, L., van der Ploeg, S., Costanza, R., Bernard, F., Braat, L., ... & van Beukering, P. (2012). Global estimates of the value of ecosystems and their services in monetary units. *Ecosystem Services*. 1(1), 50-61.
- Deleglise, C. (2011). Hétérogénéité spatiale des composantes spécifiques et fonctionnelles des communautés prairiales subalpines dans un contexte de déprise pastorale (Doctoral dissertation, Université de Grenoble).
- De Schutter, O. (2010). Rapport du Rapporteur spécial sur le droit à l'alimentation. *General Assembly of United Nations Organization*.
- Di Sabatino, A., Coscieme, L., Vignini, P., & Cicolani, B. (2013). Scale and ecological dependence of ecosystem services evaluation: Spatial extension and economic value of freshwater ecosystems in Italy. *Ecological Indicators*. 32, 259-263.
- Díaz, S., Fargione, J., Chapin III, F.S., Tilman, D., (2006). Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biol.* 4, 1300–1305.
- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K., & Robson, T. M. (2007). Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 104(52), 20684-20689.
- Dias, A. T., Berg, M. P., Bello, F., Oosten, A. R., Bíla, K., & Moretti, M. (2013). An experimental framework to identify community functional components driving ecosystem processes and services delivery. *Journal of Ecology*. 101(1), 29-37.
- Díaz, S., & Cabido, M. (2001). Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*. 16(11), 646-655.
- Dobremez, L., Borg, D., Madelrieux, S., Nettier, B., Terrier, M., Chazoule, C., Fleury, P., Godet, J., Marin, A., Pauthenet, Y., Sérès, C., Havet, A. (2012). Attentes des acteurs sur l'élevage dans le Parc naturel régional du Vercors. *ANR-Systerra-Mouve*. 16p.
- Doré, T., Makowski, D., Malézieux, E., Munier-Jolain, N., Tchamitchian, M., & Tittone, P. (2011). Facing up to the paradigm of ecological intensification in agronomy: revisiting methods, concepts and knowledge. *European Journal of Agronomy*. 34(4), 197-210.
- Duru, M., Hossard, L., Martin, G., & Theau, J. P. (2009). Une méthode générique d'évaluation de la valeur d'usage agricole des prairies permanentes à l'échelle du système fourrager. *Renc. Rech. Rum.* 349-356.

- Egoh, B. N., Reyers, B., Rouget, M., Richardson, D., Lemaitre, D., & van Jaarsveld, A. (2008). Mapping ecosystem services for planning and management. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 127(1-2), 135–140. doi:10.1016/j.agee.2008.03.013
- Egoh, B., Reyers, B., Rouget, M., Bode, M., & Richardson, D. M. (2009). Spatial congruence between biodiversity and ecosystem services in South Africa. *Biological Conservation*. 142(3), 553-562.
- Egoh, B., Drakou, E. G., Dunbar, M. B., Maes, J., & Willemen, L. (2012). Indicators for mapping ecosystem services: a review. *Report EUR*, 25456.
- Ehrlich, P.R. & Ehrlich, A.H. (2013) Can a collapse of global civilization be avoided? *Proceedings of the Royal Society - Biological Sciences*. 280.
- Eigenbrod, F., Armsworth, P. R., Anderson, B. J., Heinemeyer, A., Gillings, S., Roy, D. B., ... Gaston, K. J. (2010). The impact of proxy-based methods on mapping the distribution of ecosystem services. *Journal of Applied Ecology*. 47(2), 377–385.
- Ellis, E. C., & Ramankutty, N. (2008). Putting people in the map: anthropogenic biomes of the world. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 6(8):439-447.
- European Commission. (2011). Our life insurance, our natural capital: an EU biodiversity strategy to 2020. Communication from the Commission to the European Parliament, the Council, the Economic and Social Committee and the Committee of the regions. 17p.
- Firbank, L., Bradbury, R. B., McCracken, D. I., & Stoate, C. (2013). Delivering multiple ecosystem services from enclosed farmland in the UK. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 166:65-75
- Fisher, B., Turner, R. K., & Morling, P. (2009). Defining and classifying ecosystem services for decision making. *Ecological economics*. 68(3), 643-653.
- Fisher, B., & Kerry Turner, R. (2008). Ecosystem services: classification for valuation. *Biological Conservation*. 141(5), 1167-1169.
- Foley, J. A., Ramankutty, N., Brauman, K. A., Cassidy, E. S., Gerber, J. S., Johnston, M., ... & Zaks, D. P. (2011). Solutions for a cultivated planet. *Nature*. 478(7369), 337-342.
- Folke, C., Jansson, A., Larsson, J., & Constanza, R. (1997). Ecosystem appropriation by cities. *Ambio*. 26(3):167-172.
- Francis, C., Lieblein, G., Gliessman, S., Breland, T. A., Creamer, N., Harwood, R., ... & Poincelot, R. (2003). Agroecology: the ecology of food systems. *Journal of sustainable agriculture*. 22(3), 99-118.

- Garibaldi, L.A., Steffan-Dewenter, I., Kremen, C., Morales, J.M., Bommarco, R., Cunningham, S.A., Carvalheiro, L.G., Chacoff, N.P., Dudenhöffer, J.H., Greenleaf, S.S., Holzschuh, A., Isaacs, R., Krewenka, K., Mandelik, Y., Mayfield, M.M., Morandin, L.A., Potts, S.G., Ricketts, T.H., Szentgyörgyi, H., Viana, B.F., Westphal, C., Winfree, R. & Klein, A.M. (2011) Stability of pollination services decreases with isolation from natural areas despite honey bee visits. *Ecology Letters*. 14, 1062-1072.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M. L., Roumet, C., Debussche, M., ... & Toussaint, J. P. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*. 85(9), 2630-2637.
- Garnier, E., Lavorel, S., Ansquer, P., Castro, H., Cruz, P., Dolezal, J., ... & Zarovali, M. P. (2007). Assessing the effects of land-use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands: a standardized methodology and lessons from an application to 11 European sites. *Annals of botany*. 99(5), 967-985.
- Gaujour, E., Amiaud, B., Mignolet, C., & Plantureux, S. (2012). Factors and processes affecting plant biodiversity in permanent grasslands. A review. *Agronomy for Sustainable Development*. 32, 133–160. doi:10.1007/s13593-011-0015-3
- GIEC (2007). Bilan 2007 des changements climatiques. Contribution des Groupes de travail I, II et III au quatrième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat. *GIEC, Genève, Suisse*. 103 p.
- Gómez-Baggethun, E., de Groot, R., Lomas, P.L., Montes, C., (2010). The history of ecosystem services in economic theory and practice: from early notions to markets and payment schemes. *Ecol. Econ*. 69, 1209–1218.
- Gos, P., & Lavorel, S. (2012). Stakeholders' expectations on ecosystem services affect the assessment of ecosystem services hotspots and their congruence with biodiversity. *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services & Management*. 1:1–14.
- Gould, K. A., Pellow, D. N., & Schnaiberg, A. (2004). Interrogating the Treadmill of Production - Everything You Wanted to Know about the Treadmill but Were Afraid to Ask. *Organization & Environment*, 17(3), 296-316.
- Griffon, M. (2006). Nourrir la planète. *Odile Jacob*. 456 p.
- Grigulis, K., Lavorel, S., Krainer, U., Legay, N., Baxendale, C., Dumont, M., ... & Clément, J. C. (2013). Relative contributions of plant traits and soil microbial properties to mountain grassland ecosystem services. *Journal of Ecology*. 101(1), 47-57.

- Grime, J.P. (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*. 86, 902–910.
- Gustavsson, J., Cederberg, C., Sonesson, U., Van Otterdijk, R., & Meybeck, A. (2011). Global food losses and food waste. Rome, Italy: *Food and Agriculture Organization of the United Nations*.
- Haberl, H., Erb, K. H., Krausmann, F., Gaube, V., Bondeau, A., Plutzer, C., ... & Fischer-Kowalski, M. (2007). Quantifying and mapping the human appropriation of net primary production in earth's terrestrial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 104(31), 12942-12947.
- Haines-Young, R., & Potschin, M. (2010). The links between biodiversity, ecosystem services and human well-being. D. Raffaelli/C. Frid (Hg.) Ecosystem Ecology: a new synthesis. *BES Ecological Reviews Series*. Cambridge: Cambridge University Press (iE).
- Hochman, Z., Carberry, P. S., Robertson, M. J., Gaydon, D. S., Bell, L. W., & McIntosh, P. C. (2013). Prospects for ecological intensification of Australian agriculture. *European Journal of Agronomy*. 44, 109-123.
- Hodgson, J.G., Wilson, P.J., Hunt, R., Grime, J.P. & Thompson, K. (1999) Allocating C-S-R plant functional types : a soft approach to a hard problem. *Oikos*. 85, 282-294.
- Holling, C. S. (1973). Resilience and stability of ecological systems. *Annual review of ecology and systematics*. 4, 1-23.
- Hooper, D. U., Chapin Iii, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., ... & Wardle, D. A. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological monographs*. 75(1), 3-35.
- Horlings, L. G., & Marsden, T. K. (2011). Towards the real green revolution? Exploring the conceptual dimensions of a new ecological modernisation of agriculture that could ‘feed the world’. *Global environmental change*. 21(2), 441-452.
- Hulshof, C. M., Violle, C., Spasojevic, M. J., McGill, B., Damschen, E., Harrison, S., & Enquist, B. J. (2013). Intra-specific and inter-specific variation in specific leaf area reveal the importance of abiotic and biotic drivers of species diversity across elevation and latitude. *Journal of Vegetation Science*.
- Jax, K., Barton, D. N., Chan, K., de Groot, R., Doyle, U., Eser, U., ... & Wichmann, S. (2013). Ecosystem services and ethics. *Ecological Economics*. 93, 260-268.

- Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L. & Muller, S. (2010) Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology*. 98, 1134-1140.
- Kandziora, M., Burkhard, B., & Müller, F. (2013). Interactions of ecosystem properties, ecosystem integrity and ecosystem service indicators - A theoretical matrix exercise. *Ecological indicators*. 28, 54-78.
- Kichenin, E., Wardle, D.A., Peltzer, D.A., Morse, C.W. & Freschet, G.T. (2013) Contrasting effects of plant inter- and intraspecific variation on community-level trait measures along an environmental gradient. *Functional Ecology*. 27, 1254-1261.
- Kienast, F., Bolliger, J., Potschin, M., Groot, R.S.d., Verburg, P.H., Heller, I., Wascher, D. & Haines-Young, R. (2009) Assessing Landscape Functions with Broad-Scale Environmental Data: Insights Gained from a Prototype Development for Europe. *Environmental Management*. 44, 1099–1120.
- Kremen, C. (2005). Managing ecosystem services: what do we need to know about their ecology? *Ecology letters*. 8(5), 468–479.
- Kremen, C., Williams, N.E., Aizen, M.A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R., Packer, L., Potts, S.G., Roulston, T., Steffan-Dewenter, I., Vasquez, D.P., Winfree, R., Adams, L., Crone, E.E., Greenleaf, S.S., Keitt, T.H., Klein, A.-M., Regetz, J. & Ricklefs, T.H. (2007) Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology Letters*. 10, 299-314.
- Lamarque, P., Quétier, F., & Lavorel, S. (2011). The diversity of the ecosystem services concept and its implications for their assessment and management. *Comptes rendus biologies*. 334(5):441-449.
- Lamarque, P., Artaux, A., Barnaud, C., Dobremez, L., Nettiér, B., & Lavorel, S. (2013). Taking into account farmers' decision making to map fine-scale land management adaptation to climate and socio-economic scenarios. *Landscape and Urban Planning*. 119, 147-157.
- Lasseur, R. (2012). Caractéristiques des dynamiques paysagères du Vercors. *Rapport de stage Master 1 Biologie Ecologie Environnement LECA - UJF*. 26p.
- Laterra, P., Orúe, M. E., & Booman, G. C. (2012). Spatial complexity and ecosystem services in rural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 154, 56–67.
- Lautenbach, S., Seppelt, R., Liebscher, J., & Dormann, C. F. (2012). Spatial and temporal trends of global pollination benefit. *PloS one*. 7(4), e35954.

- Lavorel, S., Storkey, J., Bardgett, R. D., Bello, F., Berg, M. P., Roux, X., ... & Harrington, R. (2013). A novel framework for linking functional diversity of plants with other trophic levels for the quantification of ecosystem services. *Journal of Vegetation Science*.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., & Forbes, T. D. A. (1997). Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution*. 12(12), 474-47
- 8.Lavorel, S., Grigulis, K., Lamarque, P., Colace, M. P., Garden, D., Girel, J., ... & Douzet, R. (2011). Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology*. 99(1), 135-147.
- Lavorel, S., & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*. 16(5), 545-556.
- Lefebvre, J. (2012). Cartographies et Guide méthodologique pour l'élaboration d'une cartographie de la mosaïque paysagère et du suivi de son évolution. Rapport d'activité CDD 1 an - *Projet ANR MOUVE*.
- Legay, N., Lavorel, S., Baxendale, C., Krainer, U., Cantarel, A., Kastl, E., Colace, M-P., Bahn, M., Grigulis, K., Poly, F., Pommier, T., Schlöter, M., Clément, J-C. and Bardgett, R. D. (2013). Plant – soil – microorganism interactions associated with bundles of ecosystem services in mountain grasslands. *Submitted*.
- Le Roux, X., Barbault, R., Baudry, J., Burel, F., Doussan, I., Garnier, E., ... & Trommetter, M. (2008). Agriculture et biodiversité. Valoriser les synergies. Expertise scientifique collective, synthèse du rapport, *INRA (France)*.
- Lindborg, R., & Eriksson, O. (2004b). Historical Landscape Connectivity Affects Present Plant Species Diversity. *Ecology*. 85(7), 1840–1845.
- Lonsdorf, E., Kremen, C., Ricketts, T., Winfree, R., Williams, N., & Greenleaf, S. (2009). Modelling pollination services across agricultural landscapes. *Annals of Botany*. 103(9), 1589-1600.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J. P., Hector, A., ... & Wardle, D. A. (2001). Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*. 294(5543), 804-808.
- Luck, G. W., Daily, G. C., & Ehrlich, P. R. (2003). Population diversity and ecosystem services. *Trends in Ecology & Evolution*. 18(7), 331-336.

- Luck, G. W., Harrington, R., Harrison, P. A., Kremen, C., Berry, P. M., Bugter, R., ... & Zobel, M. (2009). Quantifying the contribution of organisms to the provision of ecosystem services. *Bioscience*. 59(3), 223-235.
- MacDougall, A. S., McCann, K. S., Gellner, G., & Turkington, R. (2013). Diversity loss with persistent human disturbance increases vulnerability to ecosystem collapse. *Nature*. 49:86-89.
- Martinez-Alier, J. M. (2002). The environmentalism of the poor: a study of ecological conflicts and valuation. *Edward Elgar Publishing*. 325p.
- Martínez-Harms, M. J. & Balvanera, P. (2012): Methods for mapping ecosystem service supply: a review. *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services & Management*., 8:1-2, 17-25
- Martín-López, B., Gómez-Baggethun, E., García-Llorente, M., & Montes, C. (2013). Trade-offs across value-domains in ecosystem services assessment. *Ecological Indicators*. 9. doi:10.1016/j.ecolind.2013.03.003
- MEA. (2005). Living Beyond Our Means - Natural assets and human well-being - Statement from the Board. *Millenium Ecosystem Assessment - World Health*. 28p
- Meadows, D. H., Randers, J., & Behrens III, W. W. (1972). The Limits to Growth: A Report to The Club of Rome. *Universe Books, New York*.
- MEDDE. (2012). Stratégie nationale pour la biodiversité 2011-2020. Ministère de l'écologie, du Développement durable et de l'énergie - Direction générale de l'Aménagement, du Logement et de la Nature. 60p.
- Méral, P. (2011). Les services environnementaux en économie : revue de la littérature. *Document de travail n° 2010-05*
- Méral, P. (2012). Le concept de service écosystémique en économie : origine et tendances récentes. *Natures Sciences Sociétés*. 20(1), 3–15.
- Messier, J., McGill, B.J. & Lechowicz, M.J. (2010) How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecology Letters*. 13, 838-848
- Mouchet, M., Lamarque, P., Martín-López, B., Crouzat, E., Gos, P., Byczek, C., Lavorel, S. (2013). A road map to quantifying bundles and trade-offs between ecosystem services. *Submitted*.
- Nagendra, H., Reyers, B. & Lavorel, S. (2013) Impacts of land change on biodiversity: making the link to ecosystem services *Current Opinion in Environmental Sustainability*, *in press*.

- Naidoo, R., Balmford, A., Costanza, R., Fisher, B., Green, R. E., Lehner, B., ... & Ricketts, T. H. (2008). Global mapping of ecosystem services and conservation priorities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 105(28), 9495-9500.
- Nelson, G. C. (2011). Untangling the environmentalist's paradox: Better data, better accounting, and better technology will help. *BioScience*. 61(1), 9-10.
- O'Farrell, P. J., Reyers, B., Le Maitre, D. C., Milton, S. J., Egoh, B., Maherry, A., ... & Cowling, R. M. (2010). Multi-functional landscapes in semi arid environments: implications for biodiversity and ecosystem services. *Landscape ecology*. 25(8), 1231-1246.
- Öster, M., Cousins, S. A., & Eriksson, O. (2007). Size and heterogeneity rather than landscape context determine plant species richness in semi-natural grasslands. *Journal of Vegetation Science*. 18(6), 859-868.
- Pachauri, R. K. (2008). Climate change 2007. Synthesis report. Contribution of Working Groups I, II and III to the fourth assessment report.
- Pearce, D. and K. Turner (1990), *Economics of Natural Resources and the Environment*, Harvester Wheatsheaf, New York.
- Peterson, G. (2000). Political ecology and ecological resilience:: An integration of human and ecological dynamics. *Ecological Economics*. 35(3), 323-336.
- Pirard, R., Billé, R., & Sembrés, T. (2011). Upscaling Payments for Environmental Services (PES): Critical issues. *Vertigo*. 249-261.
- Qiu, J., & Turner, M. G. (2013). Spatial interactions among ecosystem services in an urbanizing agricultural watershed. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 110(29), 12149-12154.
- Quijas, S., Schmid, B., & Balvanera, P. (2010). Plant diversity enhances provision of ecosystem services: a new synthesis. *Basic and Applied Ecology*. 11(7), 582-593.
- Sheeren, D., and Balent, G. (2011). Production d'une grille d'analyse des paysages agricoles à partir de métriques paysagères. *ANR-Systerra-Mouve*. 8p.
- Raudsepp-Hearne, C., Peterson, G. D., & Bennett, E. M. (2010). Ecosystem service bundles for analyzing tradeoffs in diverse landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 107(11), 5242-7.
- Reyers, B., Biggs, R., Cumming, G.S., Elmqvist, T., Hejnowicz, A.P. & Polasky, S. (2013) Getting the measure of ecosystem services: a social-ecological approach. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 11, 268-273.

- Rockström, J., Steffen, W., Noone, K., Persson, Å., Chapin, F. S., Lambin, E. F., ... & Foley, J. A. (2009). A safe operating space for humanity. *Nature*. 461(7263), 472-475.
- Rounsevell, M. D. A., Reginster, I., Araújo, M. B., Carter, T. R., Dendoncker, N., Ewert, F., ... & Tuck, G. (2006). A coherent set of future land use change scenarios for Europe. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 114(1), 57-68.
- Säterberg, T., Sellman, S., & Ebenman, B. (2013). High frequency of functional extinctions in ecological networks. *Nature*. 499:468-470
- Seppelt, R., Dormann, C. F., Eppink, F. V., Lautenbach, S., & Schmidt, S. (2011). A quantitative review of ecosystem service studies: approaches, shortcomings and the road ahead. *Journal of Applied Ecology*. 48(3), 630–636.
- Seppelt, R., Fath, B., Burkhard, B., Fisher, J. L., Grêt-Regamey, A., Lautenbach, S., ... & Van Oudenhoven, A. P. (2012). Form follows function? Proposing a blueprint for ecosystem service assessments based on reviews and case studies. *Ecological Indicators*. 21, 145-154.
- Serpantié, G., Bidaud, C., & Méral, P. (2012). Des bienfaits de la nature aux services écosystémiques. Éléments pour l’histoire et l’interprétation d’une idée écologique. *VertigO*. 12(3).
- Steffen, W., Grinevald, J., Crutzen, P., & McNeill, J. (2011). The Anthropocene: conceptual and historical perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society - Mathematical, Physical and Engineering Sciences*. 369(1938):842-867.
- Steffan-Dewenter, I., & Tscharntke, T. (1999). Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia*. 121(3), 432-440.
- TEEB - Wittmer, H., & Gundimeda, H. (2010). A quick guide to the economics of ecosystems and biodiversity for local and regional policy makers - *TEEB*.
- Tscharntke, T., Clough, Y., Wanger, T. C., Jackson, L., Motzke, I., Perfecto, I., Vandermeer, J. & Whitbread, A. (2012). Global food security, biodiversity conservation and the future of agricultural intensification. *Biological Conservation*. 151(1), 53-59.
- Tscharntke, T., Tylianakis, J. M., Rand, T. A., Didham, R. K., Fahrig, L., Batary, P., ... & Westphal, C. (2012). Landscape moderation of biodiversity patterns and processes-eight hypotheses. *Biological Reviews*. 87(3), 661-685.
- Turner, W. R., Brandon, K., Brooks, T. M., Costanza, R., Da Fonseca, G. A., & Portela, R. (2007). Global conservation of biodiversity and ecosystem services. *BioScience*. 57

CHAPITRE 1

Stakeholders' expectations on ecosystem services affect the assessment of ecosystem services hotspots and their congruence with biodiversity

Article publié dans International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services & Management :

Gos, P., & Lavorel, S. (2012). Stakeholders' expectations on ecosystem services affect the assessment of ecosystem services hotspots and their congruence with biodiversity. *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services & Management*, 8(1-2), 93-106.

Stakeholders' expectations on ecosystem services affect the assessment of ecosystem services hotspots and their congruence with biodiversity

Abstract

The congruence of ecosystem services and the congruence of ecosystem services 'hotspots' and 'hotspots' of biodiversity is receiving growing interest. The thresholds used in such analyses to assess ecosystem service presence vary widely but their effects have not been questioned.

We provide an analysis of the effect of the choice of these thresholds on the overlap among ecosystem services and the distribution of hotspots. Focusing on grasslands from the Central French Alps, we first systematically varied thresholds for three ecosystem services (agronomic, regulation and aesthetic values), then considered triplets of thresholds representing three contrasted stakeholder perspectives on the importance of each of these services.

Overlap between ecosystem services depended strongly on thresholds. The extent of ecosystem services hotspots and their overlap with biodiversity hotspots varied widely across perspectives. Coldspots never overlapped with areas of interest for biodiversity, whatever the perspective.

Overlap was less informative than the diagnostic test of the capacity of individual ecosystem services to capture each other's distribution. Agronomic value poorly captured other ecosystem services. Biodiversity was well captured by regulation and aesthetic values, but poorly captured by service hotspots.

This analysis emphasises the importance of accounting for varying stakeholders expectations in ecosystem service hotspot assessments.

Keywords: Ecosystem services, hotspots, stakeholder perspectives, overlap analysis, presence thresholds

Résumé

La coïncidence des services écosystémiques ainsi que la coïncidence entre 'hotspots' de services écosystémiques et 'hotspots' de biodiversité ont suscité un intérêt croissant dans les évaluations des services écosystémiques. Les seuils utilisés dans ces analyses pour déterminer la présence des services écosystémiques varient de façon importante mais les effets consécutifs à leur choix n'ont pas été envisagés. Nous proposons ici une analyse de l'effet du choix de ces seuils sur la coïncidence entre services écosystémiques ainsi que sur la distribution des 'hotspots'. A partir d'une étude de prairies des Alpes Centrales françaises, nous avons fait varier des seuils appliqués à trois services écosystémiques (agronomique, de régulation et de valeur esthétique) de façon continue, puis considéré des triplets de valeurs-seuils représentant trois points de vue contrastés associés à des points de vue d'acteurs. Ces seuils sont interprétés comme une importance accordée par chaque acteur à chaque service écosystémique.

La coïncidence entre services écosystémiques dépend de la détermination de seuils de présence. L'étendue des 'hotspots' de services écosystémiques et leur coïncidence avec les 'hotspots' de biodiversité varient largement selon les points de vue. Les coldspots ne sont jamais superposés avec les zones d'intérêt pour la biodiversité dans cette étude, quel que soit le point de vue envisagé.

L'analyse de superposition s'est révélée moins informative que le test de diagnostic de la capacité individuelle des services écosystémiques à capturer la distribution des autres services. La valeur agronomique capturerait peu les autres services écosystémiques. La biodiversité était bien capturée par les valeurs esthétiques et de régulation, mais faiblement par les 'hotspots' de services.

Cette analyse souligne l'importance de considérer les attentes variables des teneurs d'enjeux dans les évaluations de 'hotspots' de services écosystémiques.

1 Introduction

Human societies rely on ecosystems and their functioning. Ecosystem services (ES) are defined as the benefits that people obtain from ecosystems (Daily 1997; MEA 2005). These are for instance food and water (provisioning services), regulation of floods, climate and erosion (regulation services), soil formation and nutrient cycling (supporting services) as well as cultural services (MEA). These multiple ES are produced simultaneously by the landscapes and interrelate in complex dynamic ways (Bennett et al. 2009). These interactions may arise because different ES compete for space (*e.g.* production of crops and production of wood), are temporally incompatible (fodder quality available in spring and fodder quantity available in summer), or rely on shared, competing or correlated ecosystem functions. Bennett et al.(2009) proposed a typology of ES relationships, combining 1) the impact of drivers on one or many of the ES and 2) the (unidirectional or bidirectional) interactions within the ES.

Assessments of bundles of ES can help designing a better management of multiple environmental resources. A growing amount of studies has addressed the modeling and mapping of ES, from regional (*e.g.* Chan et al. 2006, Egoh, 2008, Nelson et al. 2009, Lavorel et al. 2011) to global scales (*e.g.* Costanza, 1997, Turner et al. 2007, Naidoo et al. 2008). In addition, because policy and management issues often regard the provision of multiple (aka bundles) of ES rather than of a single ES (Bennett and Balvanera 2007, Carpenter et al. 2009), an increasing number of studies are considering synergies and tradeoffs among ES.

Methods to investigate trade-offs and synergies among ES, or among ES and biodiversity, have however not been formalised, and individual studies have applied many different methods. We propose to differentiate these methods based on 1) whether they use continuous values of ES or transform them into ES presence/absence maps, and 2) whether they consider relationships between pairs of ES or relationships between bundles of multiple ES. For instance, correlation analyses (Chan et al. 2006, Naidoo et al. 2008, Willemen 2009, Raudsepp-Hearne 2010), boxplots (Anderson et al. 2009, Naidoo et al. 2008), classification of areas according to their levels for a pair of ES (Swallow et al. 2009) or graphic representations of the “ES value-biodiversity priority” space of values (Turner et al. 2007) all analyze the relationship between pairs of ES with continuous values. Spider ('flowers' or 'star') diagrams (Foley 2005, Rodriguez, 2006, Bennett and Balvanera 2007, Bennettt and Peterson 2009, Anderson et al. 2009) on the other hand visualize simultaneously continuous variations of many ES, while multivariate analyses make it possible to identify leading correlations among such sets of ES (Lavorel et al. 2011).

In the literature, the term ‘hotspots’ refers either to areas of particular interest for (*i.e.* of particularly high level of) one single ES or to areas combining multiple ES (possibly reflecting particularly high levels for multiple ES). Hereafter, ‘areas of interest’ will refer to the presence areas of single ES and ‘hotspots’ to presence areas for bundles of ES.

In spite of the availability of advanced statistical methods for hotspots identification, many studies apply a basic definition of hotspots, where an intensity threshold or level threshold is defined and any area of a map above the threshold counts as a hotspot (Lawson 2010). Such approaches have been previously applied to define biodiversity hotspots for conservation purposes, where a subjective threshold defines the areas with the highest biodiversity (Bartolino 2010). Likewise, in ES mapping studies authors have applied subjective thresholds to identify the areas where the ES is considered either present, or of particularly interesting level. The choice of such thresholds varies widely among studies. First, many studies use objective thresholds to determine the presence / absence of a given service. For instance, presence thresholds can be the median (Gimona and van der Horst 2006) or a certain percentage of the ES maximal value (*e.g.* values varying between 10% and 30% based on literacy surveys - Egoh 2008). A presence threshold can also be directly related to socially accepted, and sometimes legal levels for a given ES (*e.g.* soil phosphorus retention, soil organic matter, and drinking water quality; Raudsepp-Hearne et al. 2010; see also Rutgers et al. 2011). In all these cases, areas of particular interest are then defined as areas with ES values comprised in the top class of the distribution determined using *e.g.* a Jenks natural breaks classification (Reyers et al. 2009, O’Farrell et al. 2009), or as areas with values of services higher than a given threshold, such as 70% (Egoh et al. 2008), 70%, 80% or 90% (Anderson et al. 2009). The choice of such thresholds bears critical consequences for the identification of ES hotspots, as shown by two studies which demonstrated that overlap between pairs of areas of interest for ES were 7 to 18 times higher with a 70% threshold for selection of ‘particularly interesting levels of ES’ than with a 90% threshold (Anderson et al. 2009, Eigenbrod, 2010).

Second, ‘particularly interesting levels of ES’ are a subjective appreciation. Several studies have established that the importance given by stakeholders to various ES depends on context (*e.g.* Stenseke 2006, Buijs et al. 2008), cultural (Singh 2002) and education or professional background (Lamarque et al., 2011). For instance, in a mountain region where many part-time farmers are involved in tourism, non-market services (aesthetic, cultural and recreation values, conservation of botanical diversity) were given more importance than input and market services, while in a region where a vole outbreak damaged grasslands, pest control was identified as an important ES for farmers (Lamarque et al. 2011). The list of important ES and their degree of importance to local actors also varies with the available technologies to harvest goods or to replace ecosystem

functions, on which the realized values of ES depends (Vira and Adams 2009), and with the institutional scales (*e.g.* from municipal to global) (Hein et al., 2006), as well as with the standpoint adopted for the assessment (Lewan and Söderqvist 2002, Lamarque et al. 2011). This choice of important ES has crucial effects on the results of cost and benefits analyses of conservation strategies since the more ES are taken into account, the more frequently conservation benefits exceed conservation costs (Naidoo and Ricketts 2006). Finally, Willemsen et al. (2009) argued that, as interactions are not linear in the environment, the regime of interaction between ES itself may change when a certain ecological threshold is reached.

In this study we focused on the consequences of the choice of such presence thresholds for the assessment of overlap among ecosystem services, and for the identification of ES hot spots, as well as their overlap with biodiversity hotspots. We used a grassland site from the Central French Alps as a case study for which models of continuous variation of three ES (agronomic value, cultural value and regulation value) and plant species diversity across the landscape were available (Lavorel et al. 2011). The previous published analysis identified relationships across these services by analysing continuous values of ES using principal component analysis (Lavorel et al. 2011). Here we proposed to focus on analyses of overlap (pairs of ES) and mapping of hotspots of multiple ES (bundles of ES) for this same data set. We first applied an analytical approach, where we tested exhaustively the sensitivity of overlap analyses to the choice of threshold values. Second we interpreted thresholds as stakeholders' expectations on ES, and tested the sensitivity of overlap analyses to three stakeholder perspectives modelled by choices of different thresholds for the three ES and biodiversity. Finally we used two contrasting scenarios of management change to examine the effects of changing landscape configuration on hot spots depending on these three perspectives.

2 Materials and Methods

2.1 Study site

The Lautaret study site (45°03' N, 6°24' E) is located in the Central French Alps on the south-facing slopes of Villar d'Arène (Appendix 1). The total area is 13 km² and the elevation ranges from 1552 to 2442 m a.s.l.. A detailed description of the site can be found in (Quétier, Thebault and Lavorel 2007).

Land use was mapped at site level using a combination of cadastral (1810 to present) and aerial photographic data (since 1952) (Girel et al. 2010). Eight land use trajectories, defined as combinations of past and current land use, were considered for the analysis of ES, referred to as 'land use' (LU) henceforth: three on previously cultivated terraces [currently fertilized and mown,

mown but no longer fertilized, or unmown and grazed in spring and autumn], three on never cultivated permanent grasslands with a multi-century history of mowing [currently mown, unmown and summer-grazed, and neither mown nor grazed ‘*Festuca* grasslands’ – dominated by the large perennial grass *Festuca paniculata*], one on never mown summer grasslands (>2000 m) and one on steep (>30°) grazed slopes (see also Table 1). All data were referenced in a Geographic Information System including also a 10 x 10 m Digital Elevation Model under ArcGiS 9.2, ESRI (<http://www.esri.com/>). The map of land-use trajectories in the landscape (Lavorel et al., 2011) is available in Appendix 1.

Land use type	Mown and fertilized terraces	Mown terraces	Unmown terraces	Mown permanent grasslands	Unmown permanent grasslands	Abandoned permanent grasslands	Alpine grazed meadows	Steep grazed slopes
Former practice	Ploughed	Ploughed	Ploughed	Mown	Mown	Mown and summer-grazed	Pasture	Pasture
Current practice	Mown and fertilized	Mown, no fertilization	Unmown (pasture)	Mown	Unmown	Neither mown nor grazed	Pasture	Pasture

Table 1: Grasslands land-use types in the study site

2.2 ES mapping

We used ES maps produced by Lavorel et al.(2011) using models based on plant traits and abiotic parameters. Abiotic parameters were continuous (elevation) or calculated means for each LU (water holding capacity and plant nutrient availability). Community weighted mean traits (Garnier et al. 2004) and community functional divergence (Mason et al. 2003) for five plant traits (vegetative height, leaf dry matter content, leaf nitrogen and phosphorus concentration and flowering onset) were modelled using a general linear model based on the abiotic parameters. The same approach was applied for Simpson’s plant species diversity, considered a proxy for biodiversity. Ecosystem properties - biomass production, crude protein content, litter mass and soil carbon content - were modelled depending on abiotic parameters and trait community weighted means and functional divergence (see Lavorel et al. 2011 for model details).

Three Ecosystem Services, agronomic value, cultural value and regulation value, were identified based on indicators identified by stakeholders (Quétier et al. 2007, 2010) or experts (e.g. Martin et al. 2009). Based on a simple approach developed by De Chazal et al. (2008), Ecosystem Services were estimated as simple sums of relevant ecosystem properties, which were normalized in order to combine Ecosystem Properties measured in different units. Grassland agronomic value was

calculated as the sum of fodder quantity given by biomass production, fodder quality given by crude protein content, and flowering phenology given by the mean community onset and diversity of flowering onset dates (each were included with a 0.5 weight so as to give an even weight to phenology as compared to fodder quantity and quality). Cultural value was calculated as the sum of species diversity and diversity of flowering onset dates minus litter mass, given the negative effects of litter on both plant diversity and on heritage value as perceived by locals (Quétier et al. 2010). Regulation value was the sum of pollination (itself the sum of species diversity and of functional divergence of flowering onset) and soil carbon. Such formulation of ES as a function of measured ecosystem properties reflects the potential for grasslands to produce ES, not the actual ES provision to farmers and other stakeholders (Lamarque et al. 2011). It might be a simplification but provided a useful model for our theoretical study of sensitivity of methods for identification of ES overlap and hot spots to threshold of relevance to stakeholders.

2.3 Analysis of correlation and overlap among ecosystem services

Because distributions of ES and biodiversity values violated the normality and homoscedasticity hypotheses, associations among ES or between ES and biodiversity were first tested using the Spearman's rank sum correlation for each pair of ES and for pairwise associations of individual ES and biodiversity.

Given that our model was based on elevation and land use, all the variables are spatially autocorrelated by construction. To decrease spatial autocorrelation, we based the correlation analysis on a 10% random sample of ecosystem services data (Willemsen 2009), repeated 100 times, and calculated an average Spearman's rho. Autocorrelation does not affect the value of correlation coefficients (Cliff and Ord 1981 cited in Moore et al. 2002), but is likely to overestimate the significance of correlations because the degrees of freedom are overestimated. To assess the significance of Spearman's rank sum test, we used Dutilleul's adjustment method (Dutilleul 1993, software Mod_t_test, Legendre 2000, Université de Montréal, http://www.bio.umontreal.ca/casgrain/en/labo/mod_t_test.html), that reduces the degrees of freedom to the amount of spatial autocorrelation estimated.

Presence/absence maps of ES were obtained by transforming the continuous values calculated for each ES and biodiversity into binary values of presence/absence by applying a presence threshold above which the ES or plant diversity was considered present, and below which it was considered absent. The thresholds were defined as percentages of the range of each variable modelled in the landscape.

Spatial overlap between areas of interest for the different ES is often calculated using proportional overlap (Prendergast et al.1993 in Egoh et al. 2009), which expresses the area of overlap between two areas of interest as a percentage of the smaller area:

$$o_{observed} = \frac{\text{number of overlapping pixels}}{\text{smallest area}} \quad (1)$$

We conducted an exhaustive analysis of the sensitivity of the overlap of areas of interest to presence thresholds by calculating the observed overlap for all the pairs of thresholds comprised in the interval [10%; 90%].

2.4 Cross-predictive capacity of ES and biodiversity

The previous measure of ‘observed overlap’ as the ratio of the number of overlapping pixels to the smallest of the two areas, does not address the potential imbalance in areas among ES (or between a given ES and an area of interest for biodiversity) and doesn’t inform on the capacity of areas of interest for ES to predict (*i.e.* to be a proxy of) areas of interest for biodiversity or vice versa. It rather gives a value of the percentage of inclusion of the smallest area within the largest. We therefore used a diagnostic test (Altman and Bland, 1994) in order to account for such potential discrepancies and address issues such as: is an overlap value of 100% meaningful when the smaller area is 10 times smaller than the area to which it is compared.

First we calculated the positive and negative predictive values, as the proportions of elements inside (resp. outside) the proxy area that are correctly modelled:

$$PPV = \frac{\text{number of true positives}}{\text{number of true positives} + \text{number of false positives}} \quad (3)$$

$$NPV = \frac{\text{number of true negatives}}{\text{number of true negatives} + \text{number of false negatives}} \quad (4)$$

The sensitivity of the proxy, *i.e.* the % of the target variable that is captured by the proxy, and the specificity, *i.e.* the ability of the proxy to identify the absence of the target variable were then calculated as:

$$\text{sensitivity} = \frac{\text{number of true positives}}{\text{number of true positives} + \text{number of false negatives}} \quad (5)$$

$$\text{specificity} = \frac{\text{number of true negatives}}{\text{number of true negatives} + \text{number of false positives}} \quad (6)$$

Finally the positive likelihood ratio, determines the probability that an element of the target area is given by the proxy divided by the probability that an element outside the target area is given by the proxy, was calculated as:

$$LR = \frac{sensitivity}{1 - specificity} \quad (7)$$

We conducted a systematic analysis of how each ES could act as a proxy for the other ES or plant diversity at this study site.

2.5 Effects of actual thresholds and landscape configuration on ES overlap, hotspots and congruence with biodiversity

2.5.1 Alternative stakeholder perspectives

The three-dimensional space of threshold values investigated in our sensitivity analysis represents the theoretical space within which ES perception by stakeholders are located. In order to examine more realistic cases we examined the consequences of three theoretical and contrasted stakeholder perspectives that differed in the presence thresholds used to define the areas of interest for each of the three ES and for biodiversity (Table 2). These perspectives were inspired by the social representations described at the study site by Quétier et al. (2010) on the basis of interviews with local residents and visitors. These social representations differed in the ES that they emphasised: the 'grass' social representation focused on the production of grass for livestock, while the 'post-card' social representation focused on the contribution of grassland biodiversity to landscape aesthetics and the 'heritage' social representation focused on grasslands as natural and cultural heritage to be conserved. (1) In the 'agronomic perspective', close to the 'grass representation, high expectations were put on agronomic value, intermediate expectations on regulation value and biodiversity, and low expectations on aesthetic value. (2) In the 'aesthetic perspective', high expectations were put on both aesthetic value and biodiversity, and low expectations on agronomic value and regulation value. (3) In the 'conservation perspective', high expectations were put on both regulation value and biodiversity, and low expectations on both agronomic and aesthetic values. These three perspectives represented three stakeholder stereotypes that we could broadly relate to farmers, tourists and conservationists.

	Agronomic value	Regulation service	Aesthetic value	Plant diversity
Agronomic perspective	75	50	25	50
Aesthetic perspective	25	25	75	75
Conservation perspective	25	75	25	75

Table 2: Presence thresholds after the alternative stakeholder perspectives

Different presence thresholds were assigned to each ESS to design three 'perspectives'.

Presence/absence maps of ES (Figure 2) were then obtained by transforming the continuous values for each ES and biodiversity into binary values of presence/absence according to each perspective, based on the presence thresholds values defined through each perspective (Table 2). The presence/absence maps of the three ES were then summed into a map of hotspots and cold spots for each perspective, by summing the presence/absence (1;0) of agronomic, aesthetic and regulation value for each pixel of the map:

$$Hotspot\ map_{i,j} = Agronomic\ value_{i,j} + Aesthetic\ value_{i,j} + Regulation\ value_{i,j} \quad (8)$$

$$Hotspot\ map_{i,j} = \{0;1\}_{i,j} + \{0;1\}_{i,j} + \{0;1\}_{i,j} \quad (9)$$

Hotspots were defined as areas where all three ES were present, and cold spots as areas where no ES was present (Figure 3).

2.5.2 Scenarios

In order to assess interaction between the choice of presence thresholds and the relative representation of different land uses in the landscape we designed two alternative scenarios. The first scenario, similar to the regional, environmentally and socially conscious scenario (B2) from Quétier et al.(2009) increased intensity in livestock farming practices, with all terraces being fertilized and mown, and all permanent grasslands mown. We refer to this as the 'intensification' scenario. Quétier et al.(2009) described an extreme scenario based on a globalized and materialist future (A1), where, as financial support to marginal agriculture disappears, mowing is abandoned and replaced by extensive grazing on all terraces and permanent grasslands. We refer to this as the 'extensification' scenario. Scenarios were translated to new land use maps replacing current land uses by land uses corresponding to new management at each location, assuming a shift in community composition and ecosystem functioning following the state-and-transition model by Quétier et al.(2007). ES values were then calculated for these two new landscapes and

presence/absence maps re-drawn according to the three perspectives to repeat the overlap and hot/cold spots analyses.

3 Results

3.1 Correlation patterns across continuous values of ES and biodiversity

All the ES showed significant correlations with the others and plant diversity (p value corrected for spatial autocorrelation $< 0,001$). The regulation and aesthetic values models both included diversity of flowering onset dates and species diversity, and differed by the inclusion of soil carbon and litter mass respectively. Altogether, regulation and aesthetic values were highly correlated, ($\rho = 0,95$, see Table 3) because in addition to their sharing plant diversity as a component, their other components soil carbon and litter respectively were quite correlated ($\rho = 0.70$).

Weaker correlation was found between agronomic value and both of aesthetic and regulation values ($\rho < 0.45$), consistent with a prior PCA which found ecosystem properties of agronomic value to be orthogonal to ecosystem properties associated with cultural and regulation values (Lavorel et al. 2011).

Similarly, because of their construction, aesthetic and regulation values were expected to be both correlated with biodiversity, which the correlation analysis confirmed ($\rho > 0,97$). Agronomic value, on the other hand, showed a much weaker correlation with plant diversity ($\rho = 0.35$). This was consistent with the previous analysis of ecosystem properties at this site which showed that diversity of flowering onset dates, soil carbon and litter mass (the ecosystem properties combined with plant species diversity into regulation and aesthetic values) all belonged to the same PCA axis as biodiversity (Lavorel et al. 2011).

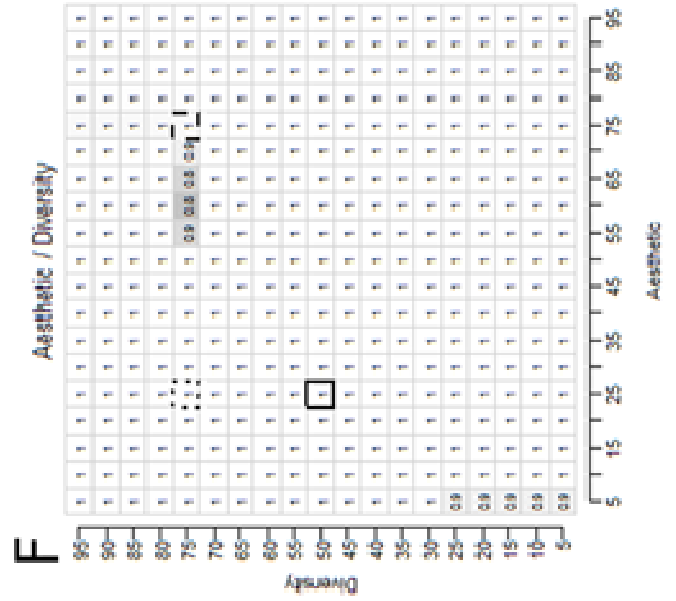
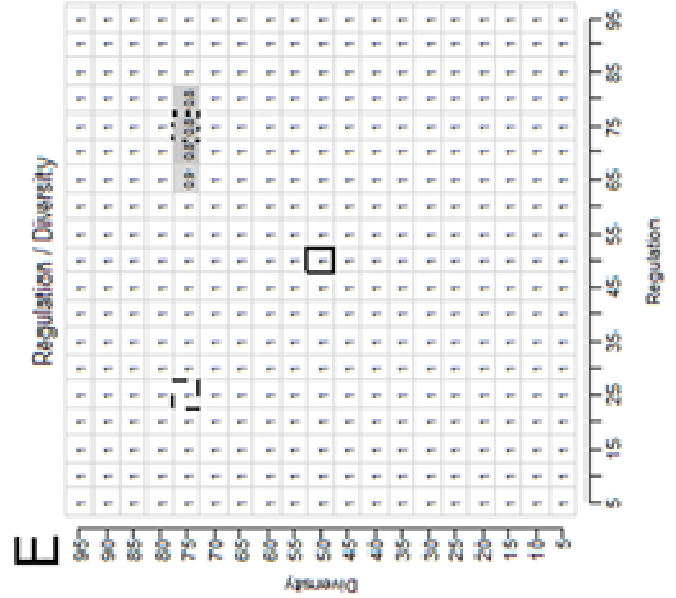
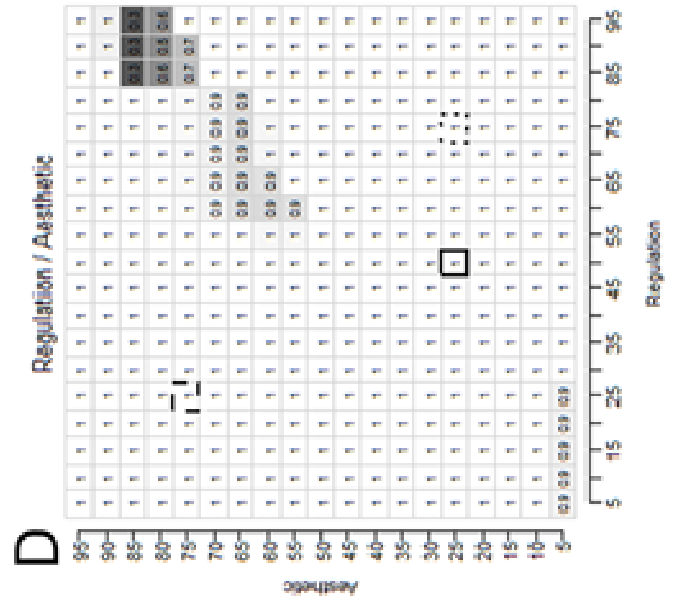
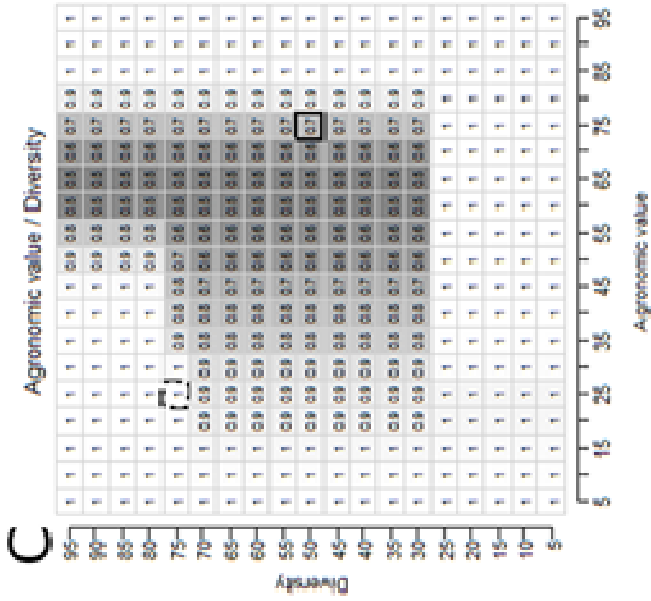
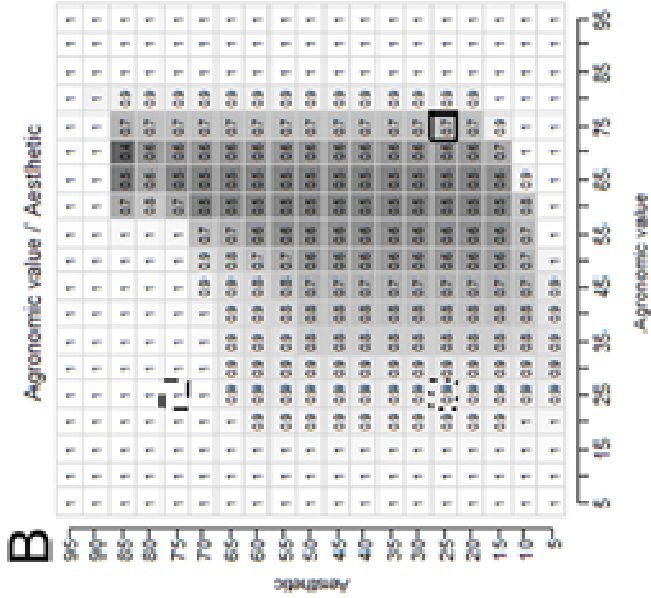
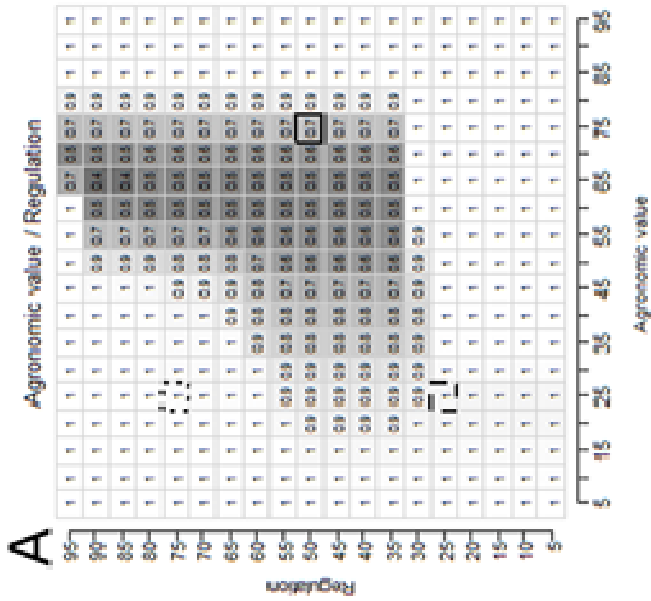
	Regulation value	Aesthetic value	Plant diversity
Agronomic value	$0.45 \pm 0.06^{**}$	$0.26 \pm 0.06^{*}$	$0.35 \pm 0.06^{**}$
Regulation value	-	$0.94 \pm 0.005^{**}$	$0.98 \pm 0.002^{**}$
Aesthetic value	-	-	$0.97 \pm 0.002^{**}$

Table 3: Correlations between pairs of ES

Note: Spearman's rank correlation test was run 100 times on a 10% sample of the data set for each pair of ES to avoid effects of spatial auto-correlation. The average value and the standard deviation of Spearman's rho statistic were calculated on the 100 repeated test. P-values are corrected for auto-correlation following Dutilleul (1993). **: p-value < 0.01 , * p-value < 0.05

Figure 1: Sensitivity of overlap of pairs of ES to presence threshold values

Note: Presence threshold values used for the two compared variables are plotted on the x- and the y-axes. Threshold values were percentages of the ES values, and ranged from 5% to 95% of the ES values. Cells framed by solid line: agronomic perspective; cells framed by dashed line: aesthetic perspective; cells framed by dotted line: conservation perspective. On panel C, the dashed and dotted lines, thus the aesthetic and conservation perspectives



3.2 Sensitivity to presence threshold values of overlap of areas of interest for ecosystem services

The analysis of the effects of varying presence thresholds for each of the three ES between 5% and 95% showed that areas of interest for regulation, aesthetic value and plant diversity had a 100% overlap for more than 90% of the possible pairs of thresholds (Figure 1).

Consistent with the correlation patterns, agronomic value showed more varying levels of overlap with the other ES and with plant diversity (from 40% to 100%). Moreover, only 50% of the pairs of thresholds led to strong overlap between agronomic value and the other ES. This could be explained by the fact that agronomic value was more strongly driven by elevation, due to the fact that the ecosystem properties (green biomass and crude protein content) that underpinned this ES were both strongly driven by elevation (Lavorel et al. 2011). Consequently, whatever the presence threshold, areas of interest for agronomic value were only partially enclosed in the LU patterns, and could show various levels of overlap with the areas of interest for other ES and plant diversity.

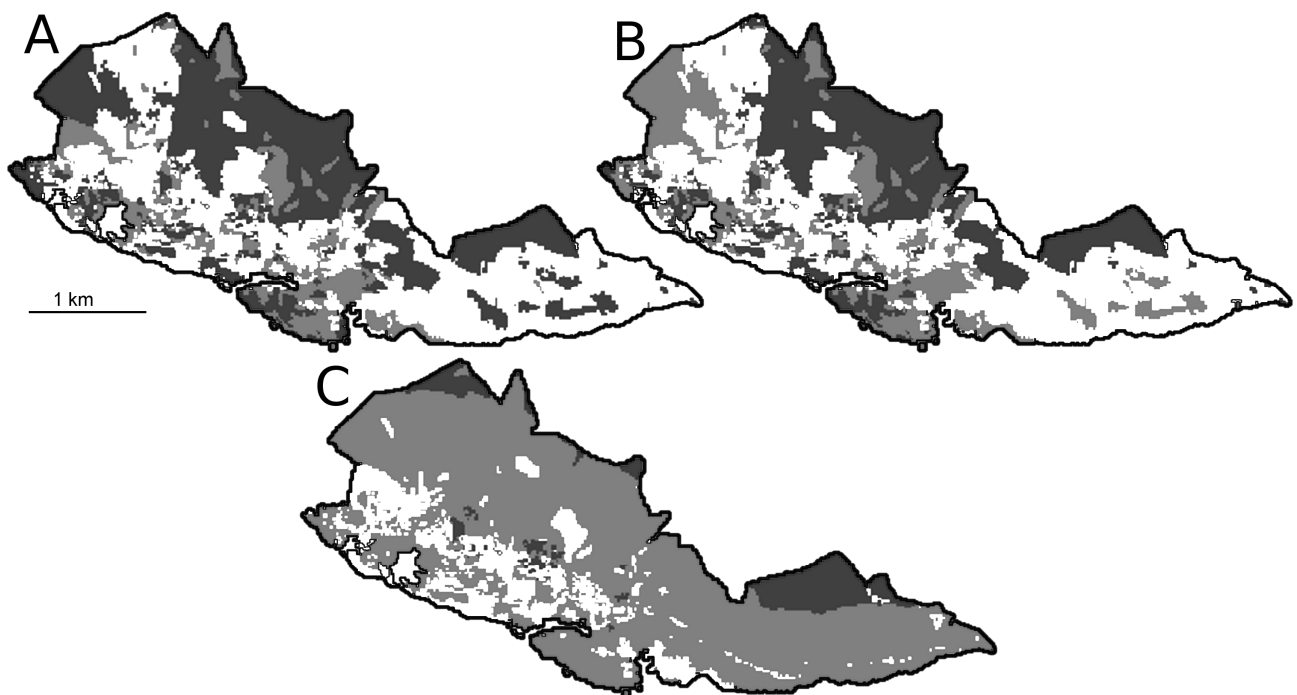


Figure 2: Presence of agronomic, aesthetic and regulation values in each perspective

Note: The gray scale from light gray to dark gray indicates wider to more restricted areas, the darker-gray areas are enclosed in the lighter-gray ones.

A: Presence of regulation service; light gray areas: through aesthetic perspective, middle-gray areas: through agronomic perspective, dark-gray areas: through conservation perspective. B: Presence of

aesthetic service; middle-gray areas: through agronomic and conservation perspectives; dark-gray areas: through aesthetic perspective. C: Presence of agronomic service; middle-gray areas: through aesthetic and conservation perspectives; dark-gray areas: through agronomic perspective.

3.3

Effect of stakeholder perspectives on the distribution of ecosystem services

3.3.1 Landscape distribution of ecosystem services

Following the agronomic perspective, the area of interest for regulation was restricted to unmown permanent grasslands (Figure 2, panel 3 to compare with Appendix 1). The area of interest for cultural value was found in mown permanent grasslands, mown terraces and steep grazed slopes (Figure 2, panel 2), and areas of interest for agronomic value in the higher mown and fertilized terraces (> 1750m) and the higher alpine grazed meadows (> 2150 m) (Figure 2, panel1), consistent with an increase in fodder quality and delayed phenology (see Lavorel et al. 2011).

In contrast, following the aesthetic perspective, the area of interest for regulation were found everywhere but on unmown terraces, and the area of interest for agronomic value everywhere but on steep grazed slopes. The area of interest for cultural value was restricted to alpine grazed meadows and to mown grasslands (mown and mown and fertilized terraces, mown permanent grasslands).

Following the conservation perspective the area of interest for agronomic value was the same as for the aesthetic perspective, the area of interest for cultural value was the same as in the agronomic perspective, and the area of interest for regulation was restricted to alpine grazed meadows, mown permanent grasslands and mown and fertilized terraces.

3.3.2 Overlap between areas of interest for ecosystem services

The areas of interest for each of the three ES and biodiversity showed high levels of overlap, whatever the perspective chosen (Table 4). In their details, however, the levels of overlap across pairs of ES differed across perspectives. 1) Following the agronomic perspective, the areas of interest for agronomic value on the one hand, and for regulation value and aesthetic value on the other hand overlapped moderately (67%, Table 4 and – thick- bordered cells in panels A and B of Figure 1). At the same time, the overlap between the area of interest for regulation value and aesthetic value was total (thick-bordered cell in panel D of Figure 1). 2) Following the aesthetic perspective, all pairs of areas of interest presented very strong levels of overlap (> 95%) (Table 4 and the dashed-bordered cells in panels A, B and D of Figure 1). 3) Following the conservation perspective also, most pairs of ES (regulation and agronomic value, aesthetic and agronomic value)

showed a 100% coincidence (Table 4 and shaded cells in panels A and D of Figure 1). The other pairs showed also high levels of overlap. Agronomic and aesthetic values strongly overlap (92%).

		Agronomic value	Regulation service	Aesthetic value
Agronomic perspective	Regulation service	0.67	-	-
	Aesthetic value	0.67	1	-
	Plant diversity	0.67	1	1
Aesthetic perspective	Regulation service	0.96	-	-
	Aesthetic value	1	1	-
	Plant diversity	1	1	0.99
Conservation perspective	Regulation service	1	-	-
	Aesthetic value	0.92	1	-
	Plant diversity	1	0.79	1

Table 4: Overlap between pairs of areas of interest following the three perspectives

The area of interest for biodiversity always almost totally overlapped with the area of interest for aesthetic value, whatever the perspective. Its overlap with the area of interest for regulation, total through the agronomic and the aesthetic perspectives, slightly decreased through the conservation perspective (80%) in which both diversity and regulation were given high thresholds values. The same pattern was observed for its overlap with the area of interest for agronomic value, which decreased down to 70% through the agronomic perspective, which applied a high threshold value for agronomic value, thus more restrictive.

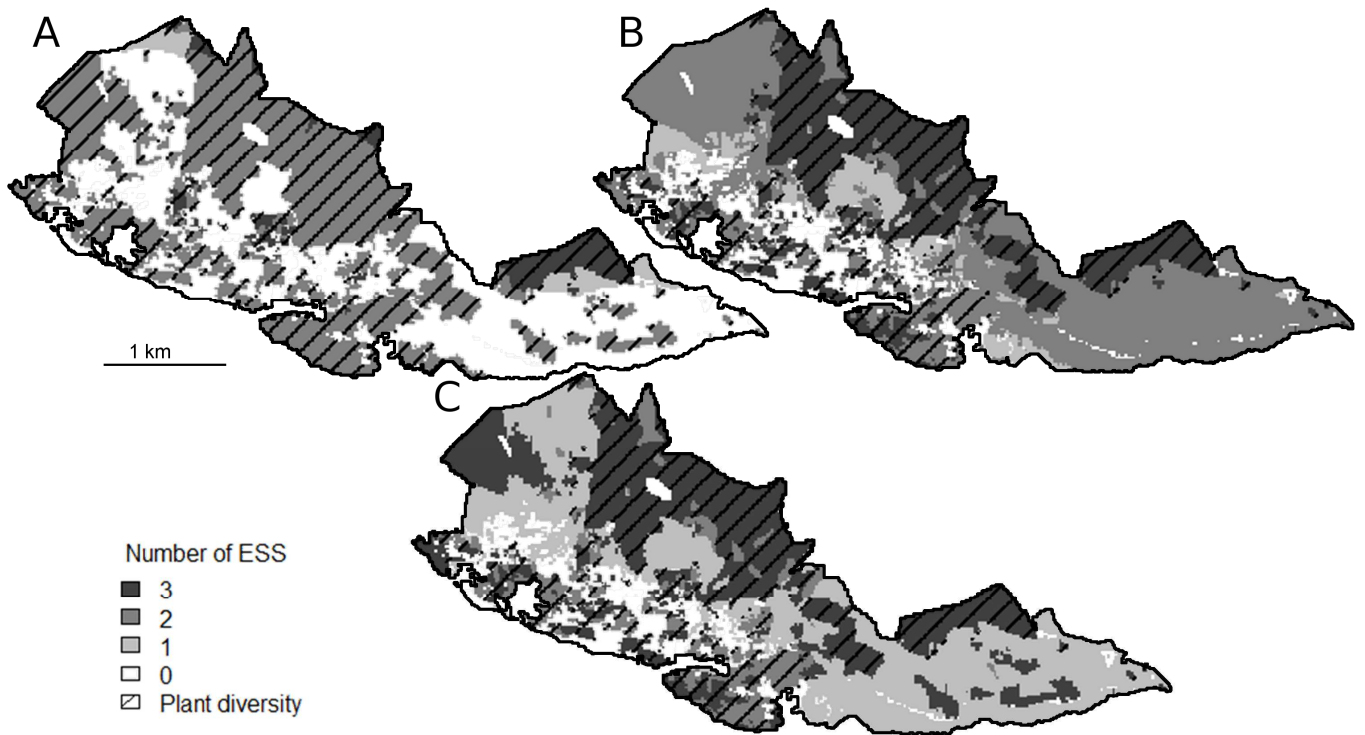


Figure 3: Number of ecosystem services present and presence of plant diversity

Note: The level of gray from light- to dark gray indicates the number of ES present in each pixel, the different areas being exclusive. The shading indicates the area of interest for plant diversity. A: Agronomic perspective; B: Aesthetic perspective; C: Conservation perspective. Hotspots corresponded to three ES being present, while coldspots were areas with no ES present.

3.3.3 Location and extent of hotspots

1) Through the agronomic perspective, hotspots (pixels where the three ES were present) were only found on the higher alpine grazed meadows and the higher fertilized and mown terraces, restricted by the smallest of the three areas of interest, *i.e.* for agronomic value, which was given the most severe presence threshold through this perspective (Figure 3a to be compared with Appendix 1). 2) Through the aesthetic perspective, hotspots covered all alpine grazed meadows as well as fertilized and mown terraces, *i.e.* the areas of interest for aesthetic value, again the ES which was given the most severe presence threshold (Figure 3b). 3) Finally, through the conservation perspective, mown permanent grasslands were added to those hotspots described for the aesthetic perspective (Figure 3c).

The total area covered by hotspots increased consistently across the three perspectives (Figure 3). This increase occurred through the successive inclusions of different land use types into the set of hotspots: inclusion of unmown permanent grasslands and mown terraces from the agronomic to the aesthetic perspective, then inclusion of mown permanent grasslands into the conservation perspective.

The extension of coldspots also changed with the perspective. Coldspots were restricted to unmown terraces at lower altitudes (<1750m) following the aesthetic or the conservation perspectives, while they extended to the entire unmown terraces and grasslands following the agronomic perspective.

Biodiversity and ES hotspots totally overlapped through the agronomic and aesthetic perspectives, while through the conservation perspective hotspots included mown permanent grasslands that were not included into the area of interest for biodiversity, causing the overlap between biodiversity and hotspots to be reduced to 79%. Coldspots never overlapped with areas of interest for biodiversity, whatever the perspective.

3.3.4 Ecosystem services as proxies for each other and for biodiversity

The quality of prediction of areas of interest across different ES depended strongly on the chosen perspective (Table 5). 1) The agronomic value was a bad proxy for both regulation and aesthetic values through the agronomic and the conservation perspectives ($LR < 1.6$), due to a low sensitivity (0.1) through the agronomic perspective, and a low specificity (0.2) through the conservation perspective. It was a slightly better proxy for regulation value through the aesthetic perspective ($LR = 3.2$). 2) Consistent with their construction, aesthetic and regulation values were better proxies for each other than agronomic value, but this was strongly influenced by the perspective. Under the agronomic perspective, their areas of interest matched exactly, there were no false positives or false negatives, so both their sensitivity and specificity as proxies for the other were equal to 1, and their capacity to predict each other was total. Under the aesthetic perspective, the area of interest for aesthetic value (smaller, due to a higher threshold value) was enclosed in the area of interest for regulation, so aesthetic value as a proxy for regulation had a specificity of 1 but a lower sensitivity. Conversely regulation had a sensitivity of 1 but a lower specificity under this perspective.

Perspective	TP	TN	FP	FN	PPV	NP V	sensitivit y	specificit y	LR
Agronomic	122 3	861 2	0	1050 9	1	0.45	0.10	1	na
Aesthetic	656 5	190 6	38	1977	0.99	0.49	0.77	0.98	39.32
Conservation	656 5	190 6	176 3	1977	0.79	0.49	0.77	0.52	1.6

Table 5: Stakeholders perspectives and sensitivity and specificity of ES hotspots catching areas of interest for BD

TP: true positive, TN: true negative, FP: false positive, FN: false negative, PPV: positive prediction value, NPV: negative prediction value, LR: likelihood ratio

Congruent with the results for overlap, plant diversity was badly predicted by agronomic value whatever the perspective ($LR < 1.6$). In contrast, the capacity for the aesthetic and regulation values to act as proxies for plant diversity depended on the perspective. Through the agronomic perspective, they predicted the area of interest for diversity perfectly and both their sensitivity and specificity were equal to 1. Through the aesthetic perspective, aesthetic value was still a very good proxy for plant diversity ($LR = 250$), while regulation value performed as poorly as agronomic value. Through the conservation perspective finally, aesthetic and regulation values both had moderate specificity and were fair predictors of plant diversity ($LR < 5.5$).

The sensitivity and specificity of ES hotspots as proxies for plant diversity also strongly depended on the perspective (Table 6). Through the agronomic perspective, ES hotspots covered 10% of the area of interest for biodiversity and were completely included within it, so the positive prediction value and the specificity were maximal, but the negative prediction value was $<50\%$ and the sensitivity only 10%. Through the aesthetic and conservation perspectives, ES hotspots and areas of interest for biodiversity covered similar areas, and ES hotspots still showed a high positive prediction value ($> 79\%$) and a much stronger sensitivity for the area of interest for biodiversity, 77% of the area of interest for biodiversity being captured by ES hotspots. Through the aesthetic perspective, false positives were very few so both sensitivity and specificity scored quite high and

the LR increased (39). Through the conservation perspective however, the false positives were quite numerous, so the specificity decreased (0.5) and the LR was very low (1.6).

	Proxy	Predicted variable	TP	TN	FP	FN	PPV	NPV	sensitivity	specificity	LR
Agronomic perspective	Agron.	Regul.	1223	8612	600	10509	0.7	0.5	0.1	0.9	1.6
	Agron.	Aesth.	1223	8612	600	10509	0.7	0.5	0.1	0.9	1.6
	Regul.	Agron.	1223	8612	10509	600	0.1	0.9	0.7	0.5	1.2
	Aesth.	Agron.	1223	8612	10509	600	0.1	0.9	0.7	0.5	1.2
	Aesth.	Regul.	11732	9212	0	0	1	1	1	1	-
	Regul.	Aesth.	11732	9212	0	0	1	1	1	1	-
	Agron.	Pl. div.	1223	8612	600	10509	0.7	0.5	0.1	0.9	1.6
	Aesth.	Pl. div.	11732	9212	0	0	1	1	1	1	-
	Regul.	Pl. div.	11732	9212	0	0	1	1	1	1	-
Aesthetic perspective	Agron.	Regul.	17337	1906	802	899	1	0.7	1	0.7	3.2
	Agron.	Aesth.	6603	2805	11536	0	0.4	1	1	0.2	1.2
	Regul.	Agron.	17337	1906	899	802	1	0.7	1	0.7	3
	Aesth.	Agron.	6603	2805	0	11536	1	0.2	0.4	1	-
	Aesth.	Regul.	6603	2708	0	11633	1	0.2	0.4	1	-
	Regul.	Aesth.	6603	2708	11633	0	0.4	1	1	0.2	1.2
	Agron.	Pl. div.	8542	2805	9597	0	0.5	1	1	0.2	1.3
	Aesth.	Pl. div.	6565	12364	38	1977	1	0.9	0.8	1	250.8
	Regul.	Pl. div.	8542	2708	9694	0	0.5	1	1	0.2	1.3
Conservation perspective	Agron.	Regul.	8328	2804	9811	1	0.5	1	1	0.2	1.3
	Agron.	Aesth.	10833	1906	7306	899	0.6	0.7	0.9	0.2	1.2
	Regul.	Agron.	8328	2804	1	9811	1	0.2	0.5	1	1287.8
	Aesth.	Agron.	10833	1906	899	7306	0.9	0.2	0.6	0.7	1.9
	Aesth.	Regul.	8329	9212	3403	0	0.7	1	1	0.7	3.7
	Regul.	Aesth.	8329	9212	0	3403	1	0.7	0.7	1	-
	Agron.	Pl. div.	8542	2805	9597	0	0.5	1	1	0.2	1.3
	Aesth.	Pl. div.	8542	9212	3190	0	0.7	1	1	0.7	3.9
	Regul.	Pl. div.	6565	10638	1764	1977	0.8	0.8	0.8	0.9	5.4

Table 6: Power of prediction for single ecosystem services as proxies of other single ES or biodiversity.

TP: true positive, TN: true negative, FP: false positive, FN: false negative, PPV: positive prediction value, NPV: negative prediction value, LR: likelihood ratio, Agron.: Agronomic value, Aesth.: Aesthetic value, Regul.: Regulation, Pl. div.: plant diversity

3.3.5 ES provision and hot spots for alternative landscapes under management scenarios

In the 'intensification landscape', the agronomic perspective led to the most restrictive hotspot, reduced to the higher alpine grazed meadows (>2150m) and the higher terraces (>1750 m), while hotspots covered all terraces and alpine grazed meadows following the aesthetic perspective, and the entire landscape except steep grazed slopes following the conservation perspective (Figure 4). In contrast, there was no ES coldspot under this scenario. Apart from steep grazed slopes at intermediate altitudes, which provided only one ES (regulation through the aesthetic perspective and aesthetic through the conservation perspective, which had the lowest threshold values in these two perspectives), the entire landscape provided at least two of the three ES.

In the 'extensification' landscape, hotspots had similar locations across the three perspectives (Figure 4). They concentrated on alpine grazed meadows following the aesthetic or the conservation perspective, or on its highest parts (elevation > 2300m) of this land use type following the agronomic perspective. Terraces were assessed as cold spots, with no ES on lower terraces (elevation < 1800m) following the aesthetic and the conservation perspectives, or on any terraces following the agronomic perspective. The status of mown permanent grasslands depended on the perspective, with either 0 (agronomic perspective), 1 (conservation perspective), or 2 ES (aesthetic perspective).

Management changes under the two scenarios had dramatic and very contrasting effects on plant diversity. Under the 'intensification' scenario, plant diversity scored high for all the mown land uses types and alpine meadows, and was considered as present over the entire landscape. Under the 'extensification' scenario, plant diversity had low scores on terraces and permanent grasslands which were all grazed, and was considered as present on alpine grazed meadows and on steep slopes.

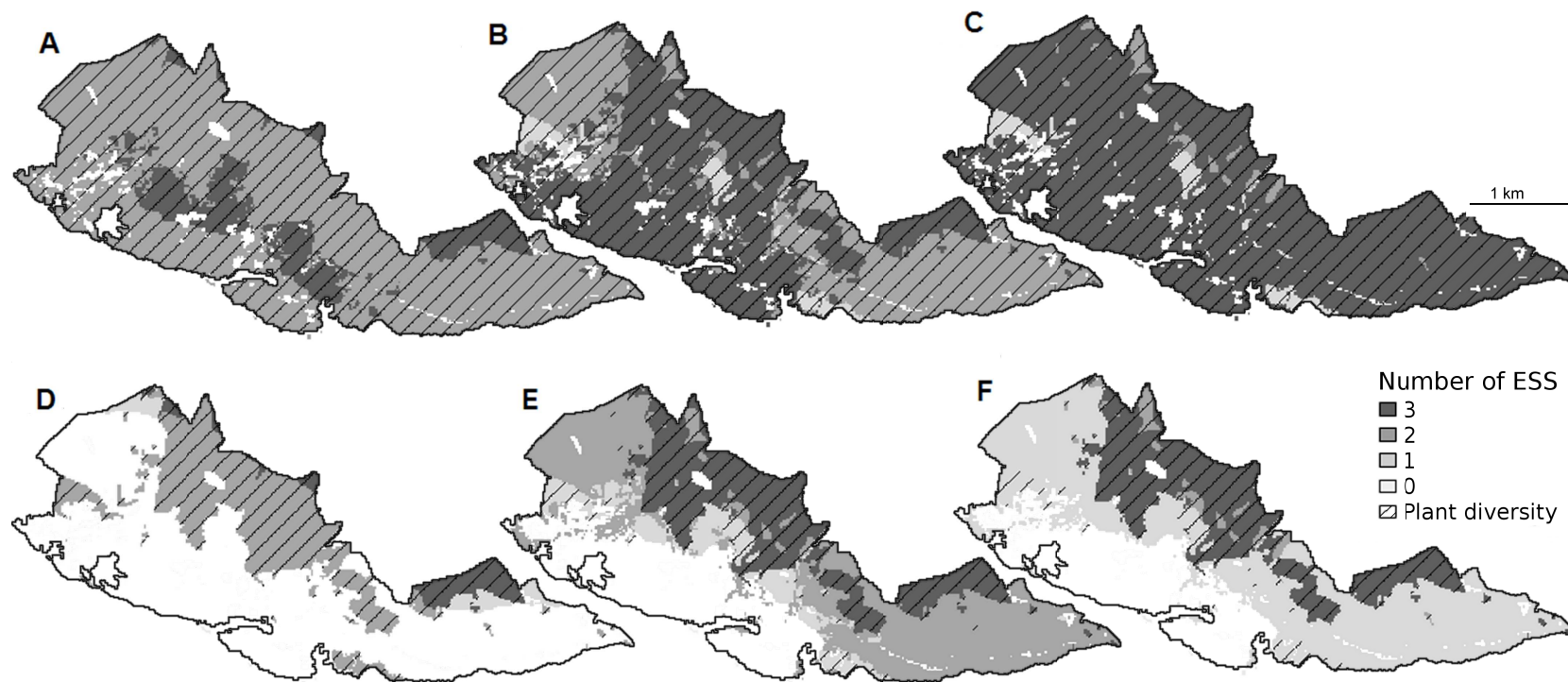


Figure 4: Hotspots and cold spots of ES in the alternative landscapes

Note: The level of gray from light- to dark gray indicates the number of ES present at each location, the different areas being exclusive. The shading indicates the area of interest for plant diversity. A to C: 'intensification landscape', D to F: 'extensification landscape'. A and D: agronomic perspective; B and E: aesthetic perspective- C and F: conservation perspective.

4 Discussion

This study performed for the first time a quantitative analysis of the effects of stakeholders' perception of ecosystem services on analyses of co-occurrence among ES, of ES hotspots and of coincidence between ecosystem services and biodiversity hotspots.

4.1 *Co-occurrence among ecosystem services*

The systematic analysis of the effects of presence thresholds on overlap between single ES showed that overlap among ES strongly related through shared ecosystem properties or landscape drivers were independent of the threshold, while the overlap of ES with little direct relationship decreased strongly with increasing levels of thresholds.

For instance, areas of interest for regulation, aesthetic value and plant diversity had a 100% overlap for more than 90% of the possible pairs of thresholds (Figure 1). Three elements may explain this pattern. First, both regulation and aesthetic values were in part underpinned by plant diversity. Second, they showed little intra-LU variance and high inter-LU variance (data not shown), so their values were strongly driven by LU. Third, as a result of their dependency on LU, their values were distributed - as species diversity - into three groups of values, one low (on unmown terraces and permanent grasslands), one intermediate (on mown not fertilized terraces, mown permanent grasslands and grazed steep slopes), and one high (on summer grasslands and mown and fertilized terraces). Thus, they broadly varied consistently across LU types and therefore strongly overlapped whatever the pair of thresholds.

In a second step, we tested different perspectives corresponding to three extreme stakeholders' points of view, and translated into varying thresholds for the three ES. Stakeholders interact with the landscape in different ways and have thus contrasted expectations on the levels of ES (Lamarque et al. 2011). The social representation of ES may itself change with the societal context and thereby modify the acceptability of alternative management scenarios (Quétier et al. 2009).

We modeled three perspectives as three combinations of arbitrary low, medium or high thresholds defining the areas of interest for each ES. We showed that these perspectives influenced how the areas of interest for single ES overlapped, and the extent of hotspots of ES. The systematic analysis of the effects of presence thresholds on the overlap between single ES showed that other combinations of thresholds could generate more distinct areas of interest for ES, with lower overlap values (Figure 1). For instance a 60% or 65% threshold for agronomic value generated very moderate (50%) overlap with both the aesthetic and regulation values (Figure 1, panels A and B).

The use of the 'intensification' and 'extensification' scenarios allowed us to investigate the effects of the simplification of the landscape to a collection of three land-use types (summer grasslands on

the one hand, terraces and permanent grasslands on the other, either mown or grazed depending on the scenarios).

Consistently with LU capturing a large part of ES variation (Lavorel et al. 2011), these scenarios generated more homogenous landscapes in terms of ES distribution and therefore resulted in simplified hotspot patterns. The comparison across the two scenarios also highlighted the contribution of specific land use types to ES delivery whatever the perspective.

Previous studies at regional level have examined the overlap between agricultural production and other ecosystem services, as well as with biodiversity. In central coastal California, Chan et al. (2006) found negative but weak correlations between forage production and other ES or biodiversity, but found moderate but 'substantial in practical terms' overlaps between planning units for the production of forage and other services (>50% for recreation and biodiversity, >30% for flood control, >25% carbon and water storage), except for pollination (4% overlap). In England, there was a mixed pattern with some positive relationships (agriculture production and biodiversity, however unlikely causative), some negative (agronomic value and carbon storage), and sometimes no relationships at all (agronomic value or carbon storage versus recreation) (Anderson et al. 2009). In the case of intensive agriculture (crop production, pork husbandry), agricultural production is expected to trade off with regulation and cultural services (Foley et al. 2005, Bennett and Balvanera 2007). In municipalities of Québec, maximization of pork production was systematically associated with at least one or many ES (phosphorus retention, soil organic matter or drinking water quality) being at socially undesirable levels.

To our knowledge, only one of these studies examined the sensitivity of such conclusions to thresholds defining areas of interest for ES or biodiversity. In England, reducing threshold values from 90% to 70% increased the overlap between pairs of ES or between ES and biodiversity by 5 to 15 times. Reducing the thresholds also considerably increased the variability in overlap across pairs of variables. While with a 90% threshold, overlaps were extremely restricted (only up to 2%), with a 70% threshold, some pairs showed a small overlap between them (e.g. the < 2% overlap between Carbon and Agronomic value), while others showed a high overlap between them (e.g. the 10% overlap between biodiversity and Agronomic value) (Anderson et al. 2009).

4.2 Co-occurrence of ecosystem services hotspots and biodiversity

We observed quite high overlap between ES hotspots and biodiversity (100% through the agronomic and aesthetic perspectives, 79% through the conservation perspective). Mountain landscapes are dominated by extensive practices, which correspond to the increasing part of the bell relationship between productivity and diversity (Grace 1999). This explains why the fertilized and mown terraces, which were the most intensive management at the site, were also the places with the

highest biodiversity (see Quétier et al. 2007). As a consequence, agronomic value could partly overlap with biodiversity, and did not strongly trade off with aesthetic and regulation values. Such mountain landscapes are indeed known as highly multi-functional systems (Tappeiner and Bayfield 2004, Gibon et al. 2010).

Recent reviews have highlighted that there is still insufficient evidence to conclude that there is always a positive relationship between biodiversity and ecosystem functioning that would warrant biodiversity conservation through the protection of ES hotspots (Thompson and Starzomski 2007; Vira and Adams 2009; Spangenberg and Settele 2010). Although it is possible to find areas important for both biodiversity and a bundle of ES (Gross 2006, Egoh et al. 2008), conservation planning based on ES may have a weak capacity to include areas important for biodiversity (Chan et al. 2006, and vice versa, Egoh et al. 2009, O'Farrell et al. 2010).

Our results suggest that patterns in aesthetic and regulation values, ES that were underpinned by plant diversity or by ecosystem properties correlated to plant diversity, were well matched with biodiversity patterns. This ability for patterns in ES to reflect patterns in biodiversity varied only little with the perspective, so that management towards higher aesthetic or regulation values is likely to fulfill biodiversity conservation targets. However, other ES – here agronomic value - may show a much more variable and weaker link to biodiversity, so that management towards higher agronomic value would not guarantee biodiversity conservation. With the three ES estimated here, agronomic, aesthetic and regulation values, ES hotspots were poor to average predictors of biodiversity, with a strong effect, again, of the perspective chosen and the presence thresholds that composed it. This suggests that management towards maximization of bundles of ES may not meet biodiversity conservation targets as well as the maximization of single ES or smaller bundles of ES linked biodiversity.

4.3 *Ecosystem services bundles and indication across ES*

The capacity for single ES to predict each other's presence in a given area was also highly influenced by the chosen perspective because the threshold values had direct effects on the extent of the compared areas of interest, higher expectations on the minimum acceptable level of ES resulting in smaller areas of interest. For instance, agronomic value was considered as present over the entire landscape except on unmown terraces through the conservation and aesthetic perspectives, but only on the higher fertilized terraces and summer grasslands through the agronomic perspective (threshold chosen: 75% of the agronomic value). Such effects of relative areas for different ES have not been taken into account in previous studies using overlap analyses. Our analysis demonstrated that the inequality of compared areas had no consequence on the overlap value but had direct visible effects on the sensitivity and specificity values of one variable ability to reflect patterns in another

variable. Sensitivity and specificity made it possible to discriminate two configurations leading to high overlap: either when the distribution of the first variable was enclosed into the distribution of the second variable or conversely. When the area of interest for the first variable was enclosed in the area of interest for the second variable all the predictions of presence were true, so the number of false positives was zero and the specificity was equal to 1. At the same time, the smallest the area of interest for the first variable relative to the area of interest for the second variable, the greater the decrease in the sensitivity of its reflecting patterns in the second variable. Conversely, when the first variable totally enclosed the second variable, all the predictions of absence were true, so the number of false negatives was null and the sensitivity was equal to 1. At the same time, the larger the area of interest for the first variable relatively to the area of interest for the second variable, the more numerous the false positives and the more the specificity of its reflecting patterns in the second variable decreased.

Our systematic analysis of the effect of the choice of presence thresholds on sensitivity (Appendix 2) also showed that sensitivity decreased with an increasing threshold for the proxy at a different rate across variables. Finally, sensitivity was rather insensitive to the threshold of the target variable.

5 Conclusion

Taking into account stakeholder expectations on ecosystem services influenced the assessment of the presence of ecosystem services and biodiversity. Thereby it influenced the detection of co-occurrence among specific services and ecosystem services hotspots. This particularly resulted from the fact that more or less stringent expectations modified the extent of the areas of interest for different services and for biodiversity.

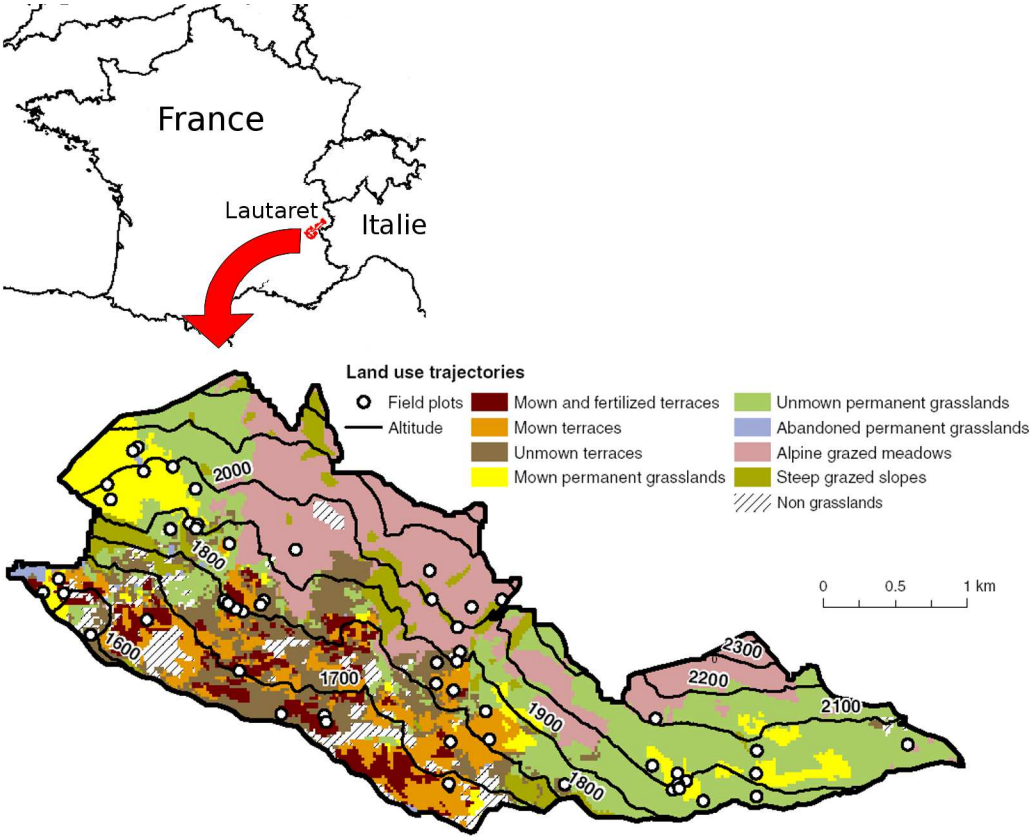
These results support the idea that ecosystem assessments should consider stakeholders and the scale of their perspectives, as their different interests and perspectives result in different visions of land management and landscape design. Alternative scenarios of ecosystem services and biodiversity need to be assessed considering the variety of representations across different stakeholders, as well as the possibility that these may change in the future consistent with land use scenario storylines.

The capacity of ES and biodiversity to capture each other's areas of interest may depend on stakeholder perspectives, thus increasing uncertainty that biodiversity conservation targets may be achieved by management plans based on ecosystem services excluding biodiversity and vice versa. The successful conservation of ecosystem services and biodiversity demands a multidisciplinary approach that also accounts for multiple perspectives.

6 Acknowledgements

This study contributes to projects ANR BiodivERsA VITAL and FP7 VOLANTE. This research was conducted on the long term socio-ecological research site Zone Atelier Alpes, a member of the ILTER-Europe network. ZAA publication n° 19. We thank Pénélope Lamarque and Fabien Quétier for discussions, and Cécile Albert for comments on an early version of the manuscript.

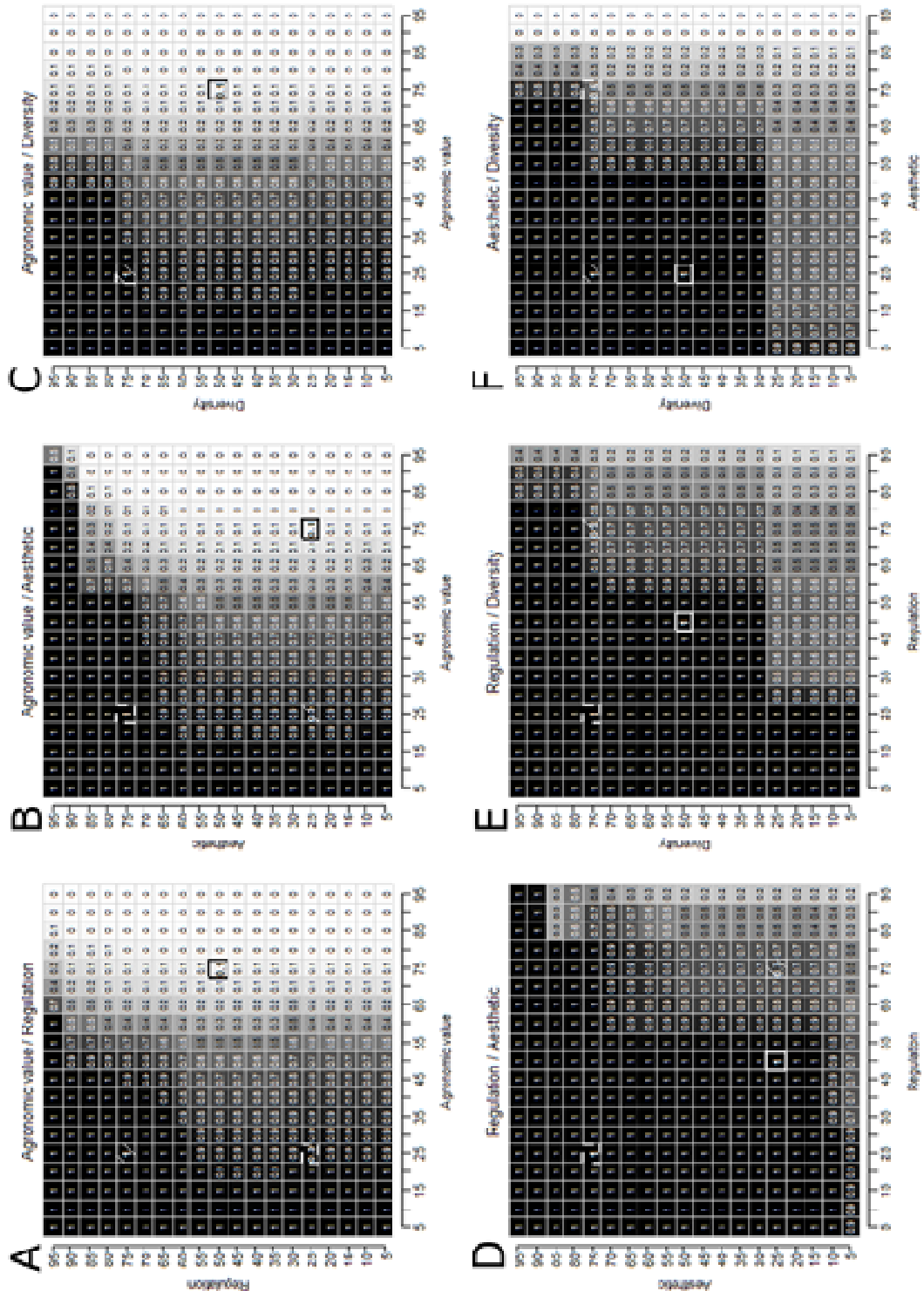
7 Appendices



Appendix 1: Field site and land use types

Appendix 2: Systematic analysis of sensitivity to varying pairs of thresholds of the proxy variables in different proxy- and target-variable couples

Note:



Threshold values used for proxy variables are plotted on the x-axis. Threshold values used for target variables are plotted on the y-axis. The intensity of grey used for shading of the cells increases with increasing sensitivity.

8 References

- Altman DG, Bland JM. 1994. Diagnostic tests. 1: Sensitivity and specificity. *BMJ* 308:1552
- Anderson BJ, Armsworth PR, Eigenbrod F, Thomas CD, Gillings S, Heinemeyer A, Roy DB, Gaston. KJ. 2009. Spatial covariance between biodiversity and other ecosystem service priorities *Journal of Applied Ecology* 46:888-896
- Bartolino V, Maiorano L, Colloca F. 2010, A frequency distribution approach to hotspot identification. *Population Ecology*. 53: 351-359
- Bennet EM, Balvanera P. 2007. The future of production systems in a globalized world. *Front Ecol Environ*. 5(4):191–198
- Bennett EM, Peterson GD, Gordon LJ. 2009. Understanding relationships among multiple ecosystem services. *Ecology Letters*. 12:1394-1404
- Buijs AE, Fischer A, Rink D, Young JC. 2008. Looking beyond superficial knowledge gaps: Understanding public representations of biodiversity. *International Journal of Biodiversity Science and Management*. 4:65–80
- Carpenter SR, Mooney HA, Agard J, Capistrano D, De Fries RS, Diaz S et al. 2009. Science for managing ecosystem services, beyond the Millennium Ecosystem Assessment Proceedings of the National Academy of Sciences. 106:1305–1312
- Chan. KMA, Shaw. MR, Cameron. DR, Underwood. EC & Daily. GC. 2006. Conservation planning for ecosystem services. *PLoS Biology*. 4:11
- Daily G. 1997. *Nature's Services* Island Press. Washington. DC
- De Chazal J, Quétier F, Lavorel S, Van Doorn A, Castro H. 2008. Including multiple differing stakeholder values into vulnerability assessments of socio-ecological systems. *Global Environmental Change*. 18:508-520
- Dutilleul P. 1993. Modifying the t test for assessing the correlation between two spatil processes. *Biometrics*, 49:05-314
- Egoh B, Reyers B, Rouget M, Richardson DM, Le Maitre DC, van Jaarsveld AS. 2008. Mapping ecosystem services for planning and management. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 127:135–140
- Egoh B, Reyers B, Rouget M, Bode M, Richardson DM. 2009. Spatial congruence between biodiversity and ecosystem services in South Africa. *Biological Conservation*. 142:553–562

- Eigenbrod F, Armsworth PR, Anderson BJ, Heinemeyer A, Gillings S, Roy DB, Thomas CD, Gaston KJ. 2010. The impact of proxy-based methods on mapping the distribution of ecosystem services. *Journal of Applied Ecology*. 47:377–385
- Foley JA, DeFries R, Asner GP, Barford C, Bonan G, Carpenter SR, Chapin FS, Coe MT, Daily GC, Gibbs HK et al. 2005. Global consequences of land use. *Science*. 309:570–574
- Gimona A, van der Horst D. 2007. Mapping hotspots of multiple landscape functions, a case study on farmland afforestation in Scotland. *Landscape Ecology*. 22:1255–1264
- Grace JB. 1999. The factors controlling species density in herbaceous plant communities. an assessment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 2:1-28
- Gross L. 2006. Assessing ecosystem services to identify conservation priorities. *PLoS Biology*. 4(11):e392
- Lamarque P, Tappeiner U, Turner C, Steinbacher M, Bardgett R, Szukics U, Schermer M, Lavorel S. 2011. Stakeholder perceptions of grassland ecosystem services in relation to knowledge on soil fertility and biodiversity. *Regional Environmental Change*. doi 101007/s10113-011-0214-0
- Lavorel S, Grigulis K, Lamarque P, Colace M-P, Garden D, Girel J, Pellet G, Douzet R. 2010. Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services *Journal of Ecology*. 99(1):135-147.
- Lawson AB. 2010. Hotspot detection and clustering: ways and means. *Environmental and Ecological Statistics*. 17:231-245
- Lewan L, Söderqvist T. 2002. Knowledge and recognition of ecosystem services among the general public in a drainage basin in Scania, Southern Sweden. *Ecological Economics* 42:459-467.
- Millennium Ecosystem Assessment. 2005. *Ecosystems and Human Well-Being*. Synthesis Island Press. Washington DC.
- Moore JL, Manne L, Brooks T, Burgess ND, Davies R, Rahbek C, Williams P, Balmford A. 2002. The distribution of cultural and biological diversity in Africa. *Proceedings of Royal Society B*. 269:1645-1653.
- Naidoo R, Ricketts TH. 2006. Mapping the economic costs and benefits of conservation. *PLoS Biol* 4:e360.
- Naidoo R, Balmford A, Costanza R, Fisher B, Green RE, Lehner B, Malcolm TR, Ricketts TH. 2008. Global mapping of ecosystem services and conservation priorities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 105:9495–9500.

- O'Farrell PJ, Reyers B, Le Maitre DC, Milton SJ, Egoh B, Maherry A, Colvin C, Atkinson D, De Lange W, Blignaut JN et al. 2010. Multi-functional landscapes in semi arid environments, implications for biodiversity and ecosystem services. *Landscape Ecology* 25(8):1151-1154.
- Quetier F, Lavorel S, Daigney S, De Chazal J. 2009. Assessing ecological and social uncertainty in the evaluation of land-use impacts on ecosystem services. *Journal of LandUse Science*. 4:173–199.
- Raudsepp-Hearne C, Peterson. G D, Bennett. E M. 2010. Ecosystem service bundles for analyzing tradeoffs in diverse landscapes. *Proceedings of the national academy of sciences of the united states of America*. 107:5242.
- Reyers B, O'Farrell PJ, Cowling RM, Egoh BN, Le Maitre DC, Vlok JHJ. 2009. Ecosystem services, land-cover change, and stakeholders, finding a sustainable foothold for a semiarid biodiversity hotspot. *Ecol Soc*. 14:38.
- Rutgers M, van Wijnen HJ, Schouten AJ, Mulder C, Kuiten AMP, Brussaard L, Breure AM. 2011. A method to assess ecosystem services developed from soil attributes with stakeholders and data of four arable farms. *Science of the Total Environment*. in press.
- Swallow BM, Sang JK, Nyabenge M, Bundotich DK, Duraiappah AK, Yatich TB. 2009. Tradeoffs, synergies and traps among ecosystem services in the Lake Victoria basin of East Africa. *Environ Sci Policy*. 12:504–519.
- Stenseke M. 2006. Biodiversity and the local context, linking seminatural grasslands and their future use to social aspects. *Environmental Science Policy*. 9:350-359.
- Thompson R, Starzomski BM. 2007. What does biodiversity actually do? A review for managers and policy makers. *Biodiversity and Conservation*. 16:1359–1378
- Vira B, Adams WM. 2009. Ecosystem services and conservation strategy, beware the silver bullet. *Conservation Letters*. 2:158–162.
- Willemen L, Hein L, van Mensvoort MEF, Verburg PH. 2010. Space for people, plants, and livestock? Quantifying interactions among multiple landscape functions in a Dutch rural region. *Ecological Indicators*. 10:62–73.

CHAPITRE 2

Relative contribution of soil, management and traits to the variations of bundles of ecosystem services in grasslands

Authors:

Gos P., Colace M. P., Loucougaray G., Arnoldi C., Gaucherand S.,
Dumazel D., Girard L., Delorme S., Hugon M., Lavorel S.

Relative contribution of soil, management and traits to the variations of bundles of ecosystem services in grasslands

1 Abstract

The consequences of land use change and the impacts of agriculture on biodiversity and the functioning of ecosystems have received a growing attention since the end of the 20th century. Among other frameworks, some authors have called for an 'ecological intensification' of agriculture, defined as “all the processes of transformation of productive ecosystems towards higher yields produced with reduced forcing of the agro-ecosystems”, with strong emphasis on the better uses of ecosystems functioning and services as inputs to production (Griffon 2009).

This study aimed at disentangling the relations between ecosystem processes and ecosystem services by quantifying the relative contributions of soil, management and plant communities to the variations of seven relevant ecosystem properties associated with key grassland ecosystem services: above-ground biomass production at first harvest (ABM), fodder digestibility, plant species richness, soil organic matter content (SOM), soil carbon content, total microbial biomass (TMB), and soil bacteria:fungi ratio (BFR), on a permanent grassland-dominated plateau in the French pre-Alps.

Soil, management and plant communities showed complementary and confounded effects to the variations of the set of ecosystem properties, and underpinned the bundling of ecosystem services and the tradeoffs among them. The bundling of ecosystem properties highlighted the trade-off between digestibility, the B:F ratio, and biomass production on the one hand, and species richness on the other hand, associated with a gradient in LDMC confirming the relevance of the leaf economics spectrum theory to analyses of ecosystem service trade-offs. The date of use showed significant effects on the variations of the set of ecosystem properties indicating the influence of fine management factors on the provision of ecosystem services.

Résumé

Les conséquences des changements d'usage des sols et les impacts de l'agriculture sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes ont reçu une attention croissante depuis la fin du 20^{ème} siècle. Parmi les cadres proposés, certains auteurs ont appelé à 'l'intensification écologique' de l'agriculture, définie comme « l'ensemble des processus de transformation des écosystèmes de production vers l'obtention de rendements supérieurs, associés à une diminution du forçage des agro-écosystèmes », avec un fort accent mis sur un meilleur usage des services des écosystèmes comme intrant à la production (Griffon 2009).

L'objectif de cette étude est d'identifier les relations entre processus et services écosystémiques par la quantification, à l'échelle d'un plateau prairial des pré-Alpes françaises, des contributions relatives du sol, de la gestion et des communautés végétales aux variations de sept propriétés écosystémiques liées à des services écosystémiques-clé des systèmes prairiaux : la production de biomasse aérienne, la digestibilité du fourrage, la richesse spécifique végétale, le contenu en matière organique du sol, la biomasse totale microbienne, et le ratio bactéries/champignons du sol.

Le sol, la gestion et les communautés végétales présentent des effets complémentaires et confondus sur les variations de l'ensemble des propriétés écosystémiques étudiées. Ces trois composantes expliquent le regroupement des services écosystémiques en bouquets ainsi que les incompatibilités entre services écosystémiques. L'étude des bouquets de propriétés écosystémiques met en évidence un arbitrage entre la digestibilité, le rapport bactéries/champignons du sol et la production de biomasse d'une part, et la richesse spécifique d'autre part. Cette opposition est associée à un gradient de teneur en matière sèche des feuilles (LDMC) qui confirme la pertinence de la théorie du spectre économique foliaire pour les analyses d'arbitrages entre services écosystémiques. La date d'usage présente des effets significatifs sur les variations du jeu de propriétés écosystémiques étudié, corroborant l'influence des facteurs fins de gestion sur la fourniture des services écosystémiques.

2 Introduction

The consequences of land use change for biodiversity and the functioning of the ecosystems have received a growing attention since the end of the 20th century, with strong warnings being issued about a possible shift in ecosystems' states (Barnosky et al. 2012). Agriculture has been pointed out as one among other factors responsible for causing environmental damage that may cause long term losses in ecosystem services, including many that support agriculture itself (Foley et al. 2005). Among other frameworks, some authors have called for an 'ecological intensification' of agriculture, defined as 'all the processes of transformation of productive ecosystems towards higher yields produced with reduced forcing of the agro-ecosystems' (Griffon 2009). This should permit to reconcile the conflicting challenges of increasing global food production to meet the needs of a projected human population of 9 billion by 2050 (FAO), and of reducing impacts on ecosystems. Although the concept of ecological intensification has been mainly implemented for research on intensive cropping systems so far (Cassman 1999), more recently it has been also applied to other farming systems, among which livestock farming (Griffon 2009). In the case of livestock farming such a new approach would address recent criticisms based on the evidence for strong negative impacts of livestock farming on the environment (especially climate change through greenhouse gas emissions, Steinfeld et al. 2006), whilst demand for animal, and especially meat products has been increasing dramatically worldwide, and is projected to continue to do so (FAO).

Progress in plant science and genetic engineering has been seen as one of the key pathways to ecological intensification (Doré et al. 2011), however 'ecological intensification' also places strong emphasis on the better uses of ecosystems functioning and services as inputs to production systems (Le Roux et al. 2009).

More broadly, the ecosystem services concept has been increasingly used in science, policy and business circles (TEEB 2010, Lamarque et al. 2011a) to design and support environmental management as well as to draw attention to the increasing threats that human activities put on the basics of human economy (Foley et al. 2005, TEEB 2010). Although the concept of 'ecosystem services' clearly supports a holistic understanding of the socio-ecological systems, some authors have highlighted that the difficulty of the task has often led to narrow interpretations of the concept: ecosystem services analyses too often focus on provisioning services that lend themselves to economic valuation (Seppelt et al. 2011, Reyers et al. 2012).

And yet, from the beginning it has been recognized that ecosystem services are not independent of one another, and are provided in 'bundles' (Millennium Ecosystem Assessment, MEA 2005), formally defined as “*a set of ecosystem services that repeatedly appear together*

across space or time” (Raudsepp-Hearne et al. 2010). This concept implies that ecosystem services should be studied jointly within their bundles (Foley et al. 2005). The assessment of the provision of multiple ecosystem services and of interactions among them and with biodiversity has been presented as one major scientific challenge following from the Millennium Ecosystem Assessment (Carpenter et al. 2009), and is now a research priority (e.g. Seppelt et al. 2011, Crossman et al. 2013, Nagendra et al. 2013). To address this need, many authors and frameworks have integrated an explicit analysis of ecosystem service bundles (Bennett & Balvanera 2007, Seppelt et al. 2012, Carpenter et al. 2013). Taking on this challenge, research may shift from a first generation of ecosystem service assessments, described by Seppelt et al. (2011), who showed that in 2010 still 50% of all studies had considered only five or fewer ecosystem services simultaneously, and that all together, only 25% of the studies displayed interactions between the ecosystem services, to new habits where most articles take broad bundles of ecosystem functions and services (Burkhard 2012).

Identifying and quantifying ecosystem service bundles poses multiple conceptual and methodological challenges (Mouchet et al. submitted - see Appendix of the thesis). Raudsepp-Hearne et al. (2010) used a quantitative rather than simply qualitative approach to the analysis of ecosystem service bundles, where spatial entities are grouped by levels, and not only the presence, of ecosystem services. We propose here to reformulate the definition by Raudsepp-Hearne et al. (2010) of bundles as: *“a pattern of ecosystem services levels that repeatedly appear together across space or time”*. From a methodological perspective, this bundling of ecosystem services implies clustering the studied entities (spatial locations, interviewees) based on the values of ecosystem services themselves (Raudsepp-Hearne et al., 2010), or on the axis of main dispersion of ecosystem services cited by interviewees in participative approaches (Martín-López et al. 2012).

In practice, working with multidimensional datasets, multivariate analyses make it possible to identify leading correlations among sets of ecosystem services (Lavorel et al. 2011, Mouchet et al. submitted). Further, advanced multivariate analyses also make it possible to address drivers of ecosystem service bundles (Mouchet et al. submitted). For instance, Legay et al. (Legay 2013 PhD), postulating that the above-ground – below-ground interactions are essential for ecosystem functioning and thus ecosystem services, developed a multivariate approach to assess the contribution of plant, microbial and soil parameters to the coordinated variations of seven ecosystem services across ecosystems of varying biodiversity.

In this study we investigated the furniture of ecosystem services by grasslands in livestock farming systems of a French pre-Alps region. Livestock production in this area is simultaneously facing conflicting objectives of biodiversity conservation linked with the registered designation of origin of a local cheese, and of sustaining milk production yields to supply the local dairy cooperative (Dobremez et al. 2012). Our objective was to identify bundles of ecosystem services and factors

influencing their production, focusing on the scale of individual grasslands. For this, we analyzed the variations of seven ecosystem properties associated with key grassland ecosystem services: above-ground biomass production at first harvest (ABM), fodder digestibility, plant species richness, soil organic matter content (SOM), soil carbon content, total phospholipid fatty acid (PLFA) as a proxy for total microbial biomass (TMB), and soil bacteria:fungi ratio (BFR). ABM and hay digestibility are of direct interest for livestock farmers who put priority on one and/or the other for individual grasslands within their farms, while plant species richness is an indicator addressing biodiversity-orientated practices / objectives. Soil carbon content was incorporated as an indicator of climate regulation, while SOM and microbial parameters were considered as indicators of the maintenance of soil quality.

Based on a previous study at another mountain grassland site, which demonstrated the relevance of grassland management, soil properties and plant traits to variations in individual ecosystem services (Lavorel et al. 2011), we quantified the relative effects of these three groups of parameters, and their interactions on the joint variations of these 7 ecosystem properties. We hypothesize that: (i) grassland management strongly determines bundles of ecosystem properties; (ii) plant traits add an important contribution to the explanation of the multivariate variations of ecosystem properties (Lavorel et al. 2011), (iii) below-ground parameters interact with above-ground parameters in determining grassland ecosystem services (Legay et al. submitted). Results are discussed considering their significance for ecological intensification of grassland production.

3 Material & Methods

3.1 Study site and field measurements

The study site (45°07'N, 5°31' E) is located in the French Pre-Alps, in North Vercors, on the plateau of Méaudre and the associated summer grasslands named “La Molière” (45°18'N, 5°58'E). Its total area is 78 km² and the elevation of the sampled plots ranged from 930m to 1311m on the plateau, and from 1542m to 1623m in the summer grasslands. Based on previous studies, where land use legacies played a key role in determining current soil properties, vegetation communities and ecosystem functioning (Quétier, Thébault & Lavorel 2007), and assuming the stability of the current land use over the past decades, we sampled 48 plots, 9 of them on summer grasslands, split in summer grasslands and slopes, and the 39 others on the plateau.

Plateau grasslands were classified according to a preexisting typology based on the visual frequency of different plant types (GIS Alpes Du Nord, 2002). This typology was built on the basis of studies aiming at defining the 'use value' - i.e. grassland quality with respect to the expectations of the farmer- of alpine grasslands based on four suitability criteria: dynamics of above-ground biomass during plant growth and regrowth, temporal dynamics of hay nutritional food value (hay nitrogen

content and digestibility), hay harvest suitability (drying needs, losses during haying) and vegetation community dynamics (Jeannin, Fleury & Dorioz 1991). The typology combines the percentage of non-leguminous dicots as integrators of the effects of mowing earliness and fertilization, and physiognomy of dominant grasses as integrators of soil nutrient and environment water availability. In order to facilitate sampling, and especially because some categories may be difficult to distinguish in the field, we simplified this original grassland typology. Using expert knowledge and field observations by agronomists, we distinguished mown and pastured grasslands, and divided each into 6 subtypes (M1-M6 and P1-P6) ranked by decreasing intensity of use. Consistently with the frequency of different grassland types in the landscape, our sample only contained types M1, M3-M6, P1, P2 and P5. We then used this grassland types as proxies for land use. In addition, we assessed the date of first mowing (or pasture) through weekly surveys of each plots.

3.2 *Soil and nutrient availability analyses*

Five 10 cm-deep soil cores were randomly sampled in each plot then pooled together before measurements. Soil texture, soil total carbon and nitrogen were measured following previously described protocols (Grigulis et al. 2013). Soil water holding capacity (WHC) and water availability (WA = WHC – permanent wilting point) were calculated using texture and total carbon data (Ostý 1971).

Fresh sieved (i.e. 5.6-mm mesh) soil samples were stored at -20°C (for further phospholipid fatty acid (PLFA) analyses), or 4°C and immediately (within 48h) processed for microbial communities analysis, and for soil chemical analysis. Soil water content (SWC) was determined on fresh soil dried at 70°C for one week. Soil subsamples were air dried and ground to measure total soil C and N using a FlashEA 1112 elemental analyzer (Fisher Scientific Inc., Waltham, MA, USA). Soil pH was measured using a 1:4 (soil: distilled water) solution. Soil density was obtained measuring the dry mass of a fixed volume soil core. Soil nutrients (ammonium (NH_4^+ -N), nitrate (NO_3^- -N), total dissolved nitrogen (TDN), and dissolved organic nitrogen (DON)) were measured from 0.5 M K_2SO_4 soil extracts (Jones and Willett 2006), then analyzed on a FS-IV colorimetric chain (OI-Analytical, College Station, TX, USA).

A PCA on soil parameters identified three main axes explaining 46%, 19%, and 12% of the variation of the data set, respectively. The first axis was significantly associated with water availability (WHC, wilting point) and soil granularity (clay and sand content) and the physical parameters associated with clay content (CEC, pH, soil N content) (**Table S1, supplementary material**). The second axis was significantly associated with water availability and silt. The third

axis was significantly associated with the soil phosphorus content and apparent density. We used these soil-PCA axes as integrated soil abiotic parameters.

In addition to these soil measurements, nitrogen and phosphorus nutrition indices (NNI and PNI, respectively) were measured in each plot to quantify actual nutrient availability to plant growth (Lemaire & Gastal 1997). Briefly, using standard protocols (Garnier et al. 2007), we sampled above-ground live biomass in four 0.25m² quadrats at vegetative stage, in May 2011 and 2012. Live dicots and grasses were separated from leguminous.

NNI was calculated as the ratio between the actual nitrogen concentration of above-ground biomass and the critical nitrogen concentration (*i.e.* concentration allowing potential growth; Lemaire and Gastal 1997). PNI was calculated as proposed by Duru and Ducrocq (1997) and Jouany et al. (2004).

	Soil- PCA1	Soil- PCA2	Soil- PCA3
inertia	46 %	19 %	12 %
WHC	0.92	-	-
Wilting point	-0.92	-	-
CEC	-0.85	-	-
pH	-0.75	-	-
Soil N content	-0.59	-	-
AWR	-	-0.67	-
Soil P content	-	-	-0.71
AD	-	-	0.66
Clay	0.92	-	-
Sand	0.89	-	-
Silt	-	0.87	-

Table S1: Soil-PCA axis and soil parameters.

The first axis explained the most part of the variations of soil parameters.

Inertia.- inertia of axes; Soil.PCA1, Soil.PCA2, Soil.PCA3- 1st, 2nd and 3rd axis of Soil-PCA;

WHC- water holding capacity ; CEC – cation exchange capacity; AWR – available water reserve;

AD – apparent density; Clay, Sand, Silt – soil granularity.

3.3 *Floristic inventories*

All species were recorded within each plot and the relative abundance of each species was calculated with the “point-quadrat” sampling method (Levy & Madden 1933). For a given plot, the local abundance of each species was determined as the number of hits among 160 sampling points evenly distributed within four 50x50cm² and two 2x2m² quadrats located randomly within the plot.

Plant vegetative traits [vegetative height (VegH), flower exposition (FE), leaf dry matter content (LDMC), leaf nitrogen, carbon and phosphorus concentrations (LNC, LCC and LPC)] assumed as relevant to ecosystem services provision (Quétier et al. 2007) were measured for all species making up 80% of cumulated biomass following standard protocols (Cornelissen et al. 2003, Garnier et al. 2007). Briefly, within each grassland type, for each species contributing to the cumulated 80% of biomass, 20 individuals were measured for vegetative and reproductive heights (with inflorescence exposition as their difference HDiff), and the last mature leaf of 10 individuals were collected, prepared and measured for LDMC, LNC, LCC and LPC. For each trait within each plot, we calculated the community-weighted mean trait value (CWM; Garnier et al. 2004), where the trait value for each species (available at treatment level) was weighted by its relative abundance in the plot using the FD package (Laliberté & Shipley, 2011).

Grass abundances were also used to calculate the abundance of early- and late- flowering grass species, the abundance of conservative grass species, and the abundance of exploitative grass species, established on the basis of field *relevés* (Gos, PhD Thesis, Chapter II) following Cruz et al. (2010) perennial grass species typology. This typology was built-up using the values of 6 functional characteristics that discriminate among the agricultural qualities of the species (for the leaves: dry matter content, specific foliar area, length of life duration, resistance to breakage; for the whole plants: flowering date, maximum height),

Flowering phenology (date of flowering onset) was surveyed for all abundant grass species in 2011 and 2012 across the 48 plots. The restriction of this trait to grass species is grounded on the convergence in the timing of flowering between grass and dicots within a given community (Ansquer 2009), and on the overall greater relevance to farmers of grass flowering as a marker for a switch of grassland towards lower quality. For each species, the phenological state (vegetative, ears in their sheath, developed ears, and flowering ears) was determined once a week as the dominant state of the population. Using data from the 38021001 Autrans Météo France station, date of flowering onset was transformed to growing degree days adjusted to altitude for each plot by applying a 0.6°C/100m decline. Community-weighted mean of flowering dates was calculated

using the FD package but was not significant in the models, therefore will not be presented henceforth.

3.4 Ecosystem properties

Seven variables were selected as ecosystem properties associated with ecosystem services: above-ground green biomass (ABM, t.ha⁻¹), digestibility, soil carbon content, soil organic matter (SOM), soil microbial biomass (TMB) and bacteria:fungi ratio (BFR), as well as plant species richness (SR), respectively associated with the following ecosystem services as hay quantity and quality, carbon storage, retention of nutrients in soil (Lavorel et al. 2011, Grigulis et al. 2013).

ABM was estimated using calibrated height measurements (Lavorel et al. 2011). Digestibility of green biomass was measured at the maximum growing rate of vegetation, at the end of June, on a 1m² sample of vegetation within each plot cut on a 10cm x 10m line, sorted, dried for 72h at 60°C, ground with a 0.5mm grid and analyzed with Near InfraRed Spectrometry to determine nitrogen total content and digestibility of the green biomass (Pontes et al. 2007).

Soil carbon content was measured as described above. SOM was measured by loss on ignition. Fungal and bacterial biomasses were measured by phospholipid fatty acid (PLFA) analysis using the Bligh and Dyer method (1959), adapted by White et al. (1979) and described by Bardgett et al. (1996). Briefly, this involved the extraction, fractionation and quantification of microbial phospholipids. The fatty acids i15:0, a15:0, 15:0, i16:0, 17:0, i17:0, cy17:0, cis18:1 ω 7 and cy19:0 were chosen to represent bacterial fatty acids and 18:2 ω 6 to represent fungal fatty acids (Bardgett & McAlister 1999). Total PLFA was used as a measure of active microbial biomass. The fungi to bacteria ratio was calculated by dividing the fungal PLFA marker (18:2 ω 6) by summed bacterial PLFAs (Bardgett et al. 1996), and considered as a proxy for soil mineralization activity.

3.5 Data analysis

All the analyses were conducted at two scales, first the whole territory, then the subset of the dataset excluding summer grasslands and slopes (hereafter referred as 'plateau'), aiming at a finer resolution of the processes within the grasslands of the plateau.

All the variables were standardized, using the function *decostand*, package *vegan* (Oksanen et al. 2013). To determine relationships between ecosystem properties, and their relative contributions to the variations of ecosystem properties, we first ran a principal correspondences analysis (PCA) on the seven ecosystem properties.

3.5.1 RDA and variation partitioning

The response variables comprised of a matrix with the seven ecosystem properties for each of the 48 plots. Explanatory variables were split into three categories and corresponding matrices;

grassland use (grassland type and date of use), plant functional traits (CWM of each trait including flower phenology) and soil properties. Our aim was to quantify the relative contributions of each of these categories to variations in the bundle of the seven ecosystem properties, and to identify within each category the most relevant individual variables. For this, we applied an ascending multi-step analysis using multivariate linear regression.

As a first step, we identified among each of the three categories separately, those significantly associated with variations of ecosystem properties. To do this, we ran a forward selection using Redundancy Analyses (RDA) with either plant, soil or use variables as explanatory variables and ecosystem properties as response variables. We applied the two-criteria procedure proposed by Blanchet et al. (2008) to limit the problems of classical forward selections. Inflated Type I error was avoided by forward-selecting only models for which all explanatory variables were significant. The overestimation of the amount of variance explained was avoided by introducing an additional stopping criterion in that the adjusted coefficient of multiple determination (R^2_{adj}) of the model could not exceed the R^2_{adj} obtained when using all potential explanatory variables. The variables that fulfilled both stopping criteria were identified as the significant traits, soil or use variables influencing the ecosystems properties.

As a second step, a variance partitioning procedure (Legendre et al. 2005) was used to quantify the variations ecosystem properties explained by each category of variables while controlling for the effects of the other categories. The adjusted R^2 (R^2_{adj}) of each of the three models obtained by forward selection, as well as the R^2_{adj} of combined models (Traits + soil variables, traits + use variables, soil + use variables, all three groups of variables) were calculated and used to calculate the R^2_{adj} of all the conditional models (traits controlling soil, traits controlling use, soil controlling use, soil controlling traits, use controlling traits, use controlling soil) by subtraction.

3.5.2 Bundling of ecosystem properties

The first and second axes of the most parsimonious RDA, built on selecting explanatory variables among all 3 categories of explanatory variables (models *use + traits + soil*, **Table 2**) were used to identify ecosystem service bundles using a hierarchical cluster analysis (Martín-López et al. 2012). We used Ward's linkage method with Euclidean distances to identify relatedness among ecosystem service preferences (Ward 1963). The mean levels of ecosystem properties within each bundles was then calculated.⁴

All statistical analyses were performed in R version 2.15.1 (R Core Team 2013) using the library 'vegan' 2.0.7 (Oksanen et al 2008).

4 Results

We first present here the distribution of ecosystem properties by principal component analysis (PCA) and the best explaining RDA models built on explanatory variables selected from each of subgroups of variables (use, soil and traits). As a second step we present the variation partitioning and the models and bundles of ecosystem properties obtained when we grouped grassland types, traits and soil parameters as explanatory variables of RDA.

	EP-PCA1	EP-PCA2	EP-PCA3
inertia	35 %	21 %	15 %
ABM	-0,802 ***	-	-
Dig	-0,377 **	-0,496 ***	-0,407 **
Soil C	0,471 **	-0,501 ***	0,572 ***
SOM	0,52 ***	-0,687 ***	-
SR	0,812 ***	-	-
TMB	-	-0,513 ***	-0,628 ***
BFR	-0,683 ***	-0,49 ***	-

Table 1: PCA axis of ecosystem properties

inertia– inertia of axes ABM- above-ground green biomass; Dig- digestibility; SoilC- soil carbon content; SOM- soil organic matter; SR- species richness; TMB- total microbial biomass; B:F- bacteria:fungi ratio.

4.1 Co-variation among ecosystem properties (EP)

The first three axes of the PCA of ecosystem properties accounted for 35%, 21% and 15% of the variations respectively (**Table 1**). The first axis opposed above-ground green biomass and species richness, and ranked grasslands from the most intensive mown types (M1) to the most extensive mown types (M5), then to summer grasslands. The second axis was negatively associated with hay digestibility, soil organic matter, total microbial biomass and soil carbon, the latter being significantly correlated with soil clay content. This second axis also ranked grasslands from intensively used to extensively used types. The third axis opposed total microbial biomass and total soil carbon, but did not show any specific pattern relating to management or soil parameters.

4.2 RDA of ecosystem properties

Traits-RDA – On the whole landscape, the best model explaining the variations of ecosystem properties retained VegH and LDMC as explanatory variables (permutation test, $p < 0.01$) (**Table 2- whole territory**). This model explained 26% of the variations of ecosystem properties (**Table 2**), distributed on two significant axes.

When restricting the analysis to the plateau, the best model explained 18% of the variations of ecosystem properties (**Table 2 - Plateau**) and retained VegH, LDMC, LCC and flowering onset as explanatory variables distributed on two significant axes.

Management-RDA - On the whole landscape, grassland type itself explained 29 % of the variation of ecosystem properties (see the differences of ecosystem properties by types, **Figure S1 supplementary material**). The date of first use was significantly added to the model, but increased the explained variance only to 30% (**Table 2- whole territory**). The RDA associated with this model had three significant axes, that accounted for 67%, 14%, and 11% of the total inertia respectively.

On the plateau, grassland type itself explained 13% of the variations of ecosystem properties. Date of use was significantly added to the model and increased the explained variations up to 20% (**Table 2- Plateau**). This RDA had three significant axes, accounting for 48%, 31% and 15% of total inertia respectively.

Whole territory	AIC	R ² adj	model
Uses	83,62	0,303	LU+ DateUse
Traits	81,17	0,263	VegH+ LDMC
Soil	82,55	0,256	PCA2 + PCA1 + PCA3
Combined	72,28	0,487	LU + DateUse + VegH + LDMC + PCA2 + PCA1 + PCA3
Plateau			
Uses	55,7	0,197	LU + DateUse
Traits	55,8	0,158	VegH + LDMC + LCC + Dateflo
Soil	55,59	0,121	PCA2 + PCA1
Combined	49,46	0,390	LU + DateUse + PCA1 + PCA2 + VegH + LDMC + LCC + Dateflo

Table 2: RDA models explaining EP variations, selected uses, traits and soil variables

RDA was first run on the three individual groups of explanatory variables (uses, traits, soil), then on the whole set of explanatory variables. AIC scores were similar for the three groups of variables, and lower for the combined model ($\Delta AIC > 2$), on both the whole territory and the plateau.

d.f.- degree of freedom; R²- adjusted R² of the model; LU- land use; Dateuse- date of use; VegH- Vegetative height; LCC- leaf carbon content; PCAi- ith axes of soil PCA; LDMC- Leaf dry matter content; Dateflo- mean community date of flowering.

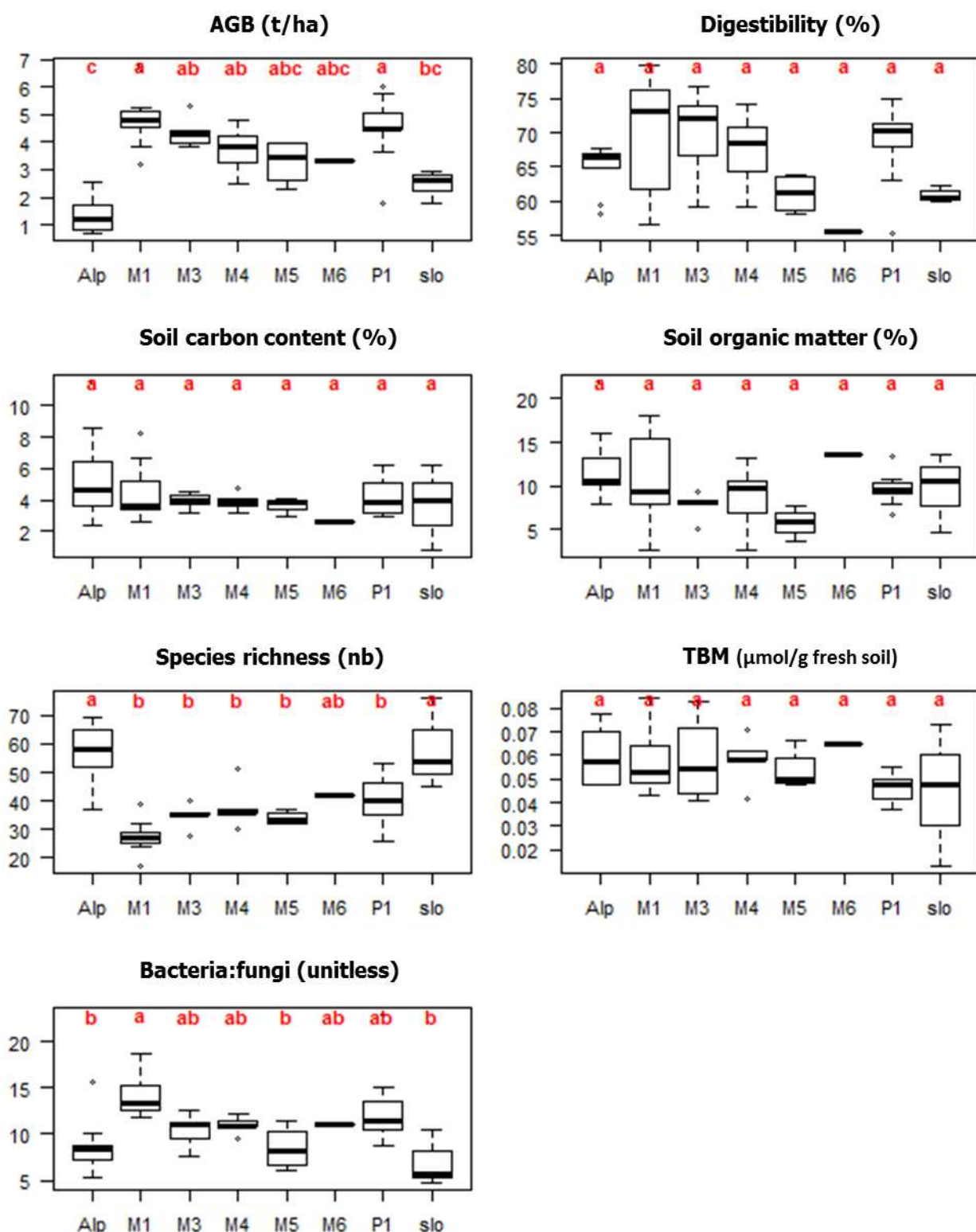


Figure S1: distribution of ecosystem properties in grassland types

M1 to M6 - mown grasslands, P1 - pastured grasslands, Alp - summer grasslands, Slo- slopes
 ABM- above-ground green biomass (t/ha); DIG- digestibility (%); CSoil- soil carbon content (%);
 SOM - soil organic matter (%); SR- species richness (number of species); TBM- total microbial
 biomass (μmol/g fresh soil); BFR- bacteria:fungi ratio (unitless).

*Soil-RDA - On the whole landscape, the best model explaining the variation of ecosystem properties retained the three first axes of the PCA on soil environmental parameters (soil-PCA1, 2, 3) as explanatory variables (permutation test, $p < 0.01$). It explained 26% of the variations of ecosystem properties (**Table 2- whole territory**).*

Restricted to the plateau, the best model explaining the variations of ecosystem services had the two first axes of the PCA on soil environmental data as explanatory variables (permutation test, $N_{perm} = 1000$, $P < 0.01$). It explained 12% of the variations of ecosystem properties, on one single significant axis opposing soil-PCA1 to soil-PCA2, that represented 74.9% of the total inertia.

Overall, the combined models (with the three categories of variables) explained more variance for the whole territory than for the plateau. Among all sub-models, use-based models explained the largest amount of variance in ecosystem properties, with 30% and 20% of the variations of ecosystem properties on the whole territory and on the plateau respectively, followed by trait-based models (26% and 16% of the variations of ecosystem properties respectively) and soil-based models (26% and 12%) (**Table 2**).

Across the whole landscape, the first axis of each of the RDA sub-models was similar to that for the EP-PCA. It distinguished summer grasslands and slopes from plateau grasslands, opposing M1 and P1 on the one hand, to summer grasslands and slopes on the other hand (**Figure 1c**). This axis was either explained by the soil-PCA second axis in the soil-based model, or by plot mean vegetative height opposed to LDMC in the trait-based model.

On the plateau, the soil-based sub-model explained on its first axis the differences in SOM and TMB with the first and second axes of the soil-PCA, opposing clay dominated to silt dominated soils. The trait-based sub-model associated the gradient of digestibility and bacteria to fungi ratio BFR with mean plot LCC and LDMC.

The combination of the three sub-models (use-, trait- and soil-based) identified the effects of traits on the first axis, and the effect of soil on the second axis (**Figure 1d**).

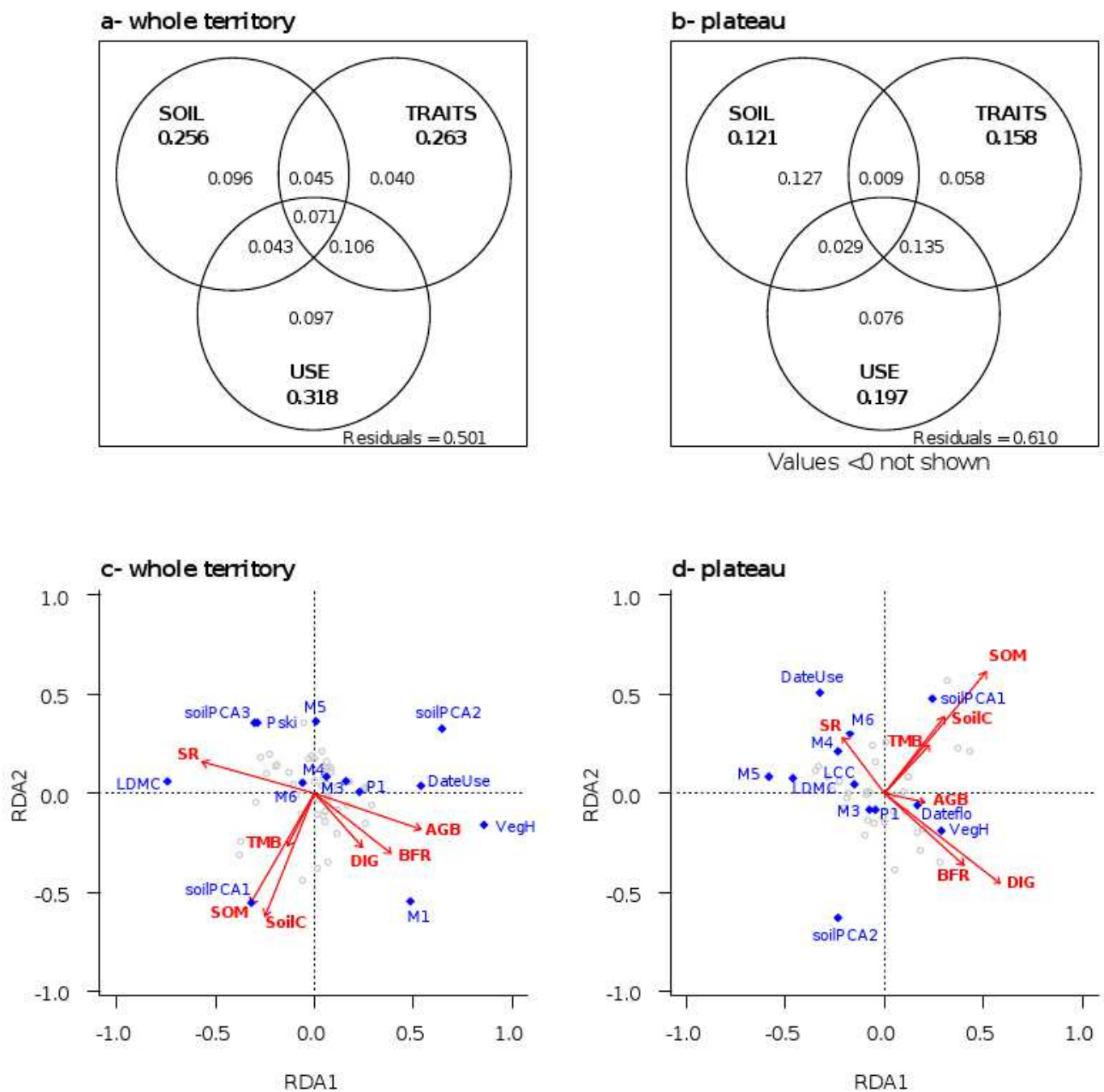


Figure 1: Venn diagram of the variation partitioning of ecosystem properties explained by land use, community mean traits and soil parameters.

Figure 1: Venn diagram of the variation partitioning of ecosystem properties explained by land use, community mean traits and soil parameters.

Variation of ecosystem properties was partitioned on the basis of the three submodels described in table 2: soil, traits and uses.

ABM- *above-ground green biomass*; B:F- *bacteria:fungi ratio*; Dig- *digestibility*; SoilC- *soil carbon content*; SOM- *soil organic matter*; SR- *species richness*; TBM- *total microbial biomass*; VegH- *community mean vegetation height*; soil.PCA1, soil.PCA2, soi.PCA3- *1st 2nd, and 3rd axis of Soil-PCA*; LCC- *leaf carbon content*;

M1 to M6 - *mown grasslands*, P1 to P5 - *pastured grasslands*, Alp - *summer grasslands*, Pski- *slopes*.

The flowering onset responded well to the grassland typology, and decreased from type M1 to type M6 grasslands. The flowering onset did not respond to the percentage of Duru et al's (2009) type A grass species (recorded as the early flowering type) on the whole territory. A significantly positive relationship was found in summer grasslands and slopes, but not on the plateau grasslands. On the plateau, the flowering onset added 5% to the variance explained in both the traits and the combined models. It was associated to RDA third axis, opposed to TMB to which it was negatively correlated ($R=-0,4^{**}$, see Figure 2).

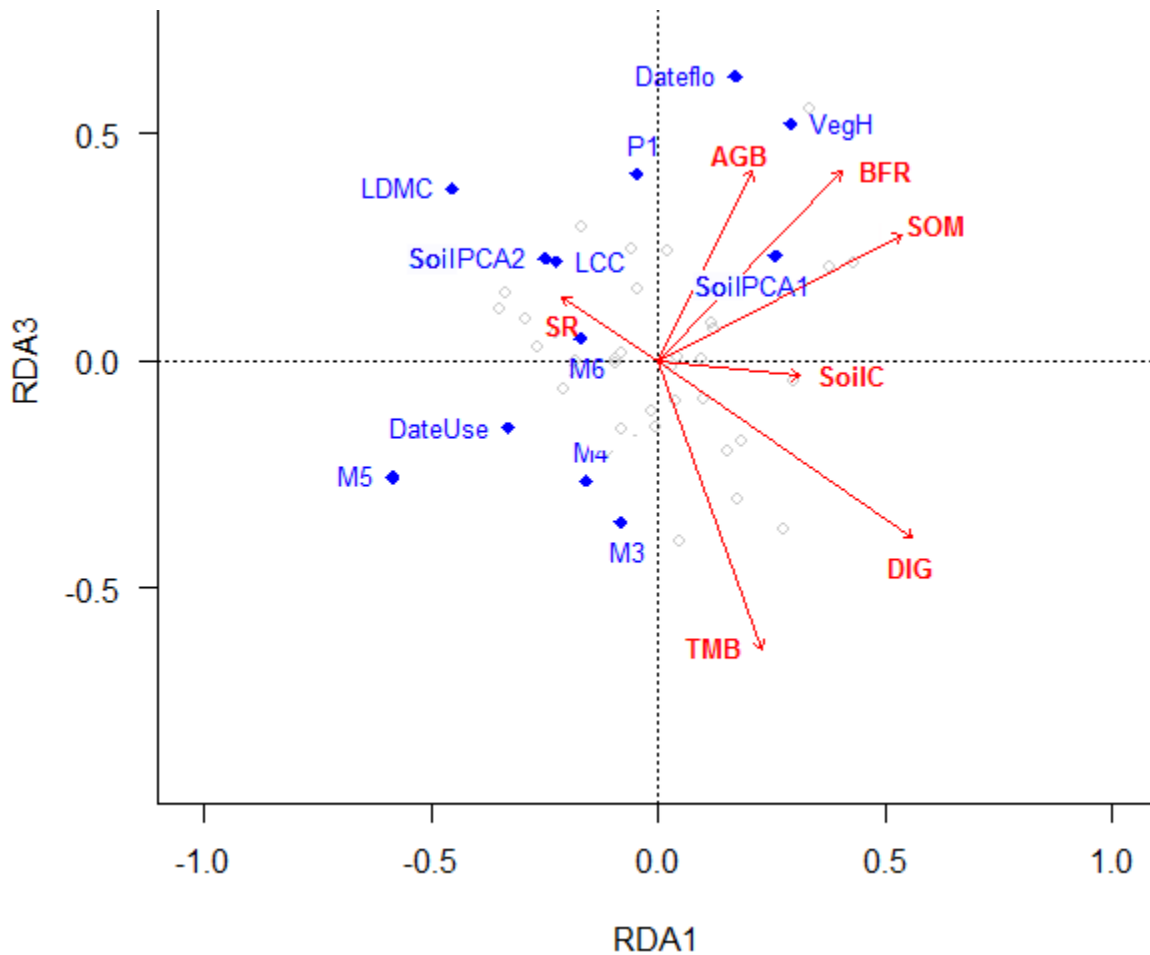


Figure 2: Third axis of combined RDA on plateau grasslands

Variation of ecosystem properties was partitioned on the basis of the three submodels described in table 2: soil, traits and uses.

ABM- above-ground green biomass; BFR- bacteria:fungi ratio; Dateflo- mean community date of flowering; DateUse- date of use; DIG- digestibility; LCC- leaf carbon content; LDMC- leaf dry matter content; SoilC- soil carbon content; SOM- soil organic matter; SR- species richness; TBM- total microbial biomass; VegH- community mean vegetation height; PCA1, PCA2- 1st and 2nd axis of Soil-PCA;

M1 to M6 - mown grasslands; gP1 - pastured grasslands, Alp - summer grasslands, Slo- slopes.

species richness was explained by grasslands types (35% of variance explained). Independently from the effect of grassland type, species richness increased with soil water holding capacity, which explained another 30% of its variations (Figure S2). Species richness decreased with B:F ratio, which effect was partly included in the effect of grassland types on species richness, but also explained its variability within P1 pastures. Finally species richness slightly increased in pastures compared to mown grasslands.

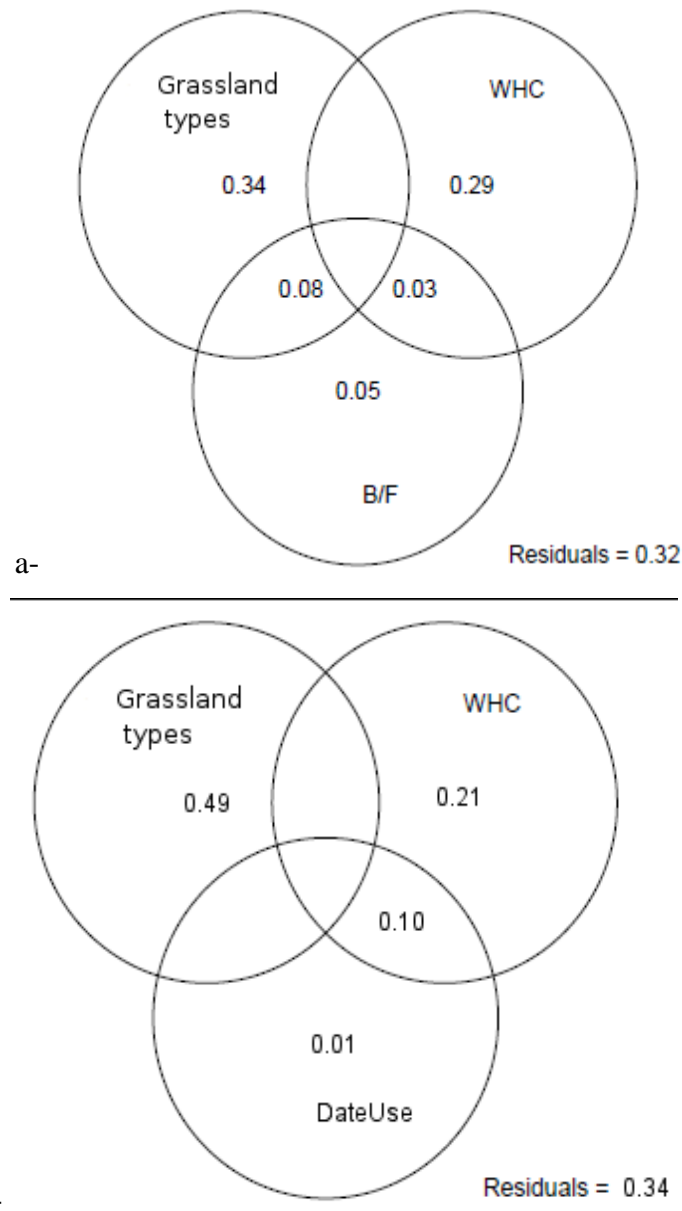


Figure S2: Variations of species richness explained by management and soil effects

a- Grassland types, WHC - water holding capacity and B/F - bacteria:fungi ratio.

b- Grassland type, WHC - water holding capacity and DateUse - date of first use.

4.3 *Variance partitioning*

Across the whole territory, the combination of the selected variables for management (grassland type and date of use), plot mean traits (VegH, LCC, LDMC) and soil (soil-PCA first, second and third axes) explained 50% of the variations in the seven ecosystem properties (**Figure 1a**). The common contribution of management variables and plot mean traits was the highest contribution to the total variation of ecosystem properties (18%), and accounted for roughly 2/3 of the contributions of management variables and plot mean traits. Seven percent of the variations of ecosystem properties were explained by the common contribution of the three groups of variables (**Figure 1**) as all three sub-models distinguished clearly summer grasslands and slopes from plateau grasslands.

On the plateau, the combination of management variables, plot mean traits and soil variables explained less (39%) of the variations of ecosystem properties (**Figure 1b**). The same patterns of overlap as on the whole landscape were found between the variances explained by management and trait variables. The specific contributions of soil, management and traits to the variations of ecosystem properties were similar, with a predominance of soil-alone effects (13%, 8% for management- and 6% for traits-alone effects).

4.4 *4. Bundles of ecosystem properties*

On the whole landscape, the clustering of ecosystem properties distinguished three strongly opposed bundles and two intermediate bundles (**Figure 3a**). The first axis opposed bundle E characterized by the highest levels of species richness, and the lowest levels of other properties, to bundle B, characterized by the highest levels of digestibility, above-ground biomass and B:F ratio. Bundle E was found on summer grasslands, slopes and extensive mown grasslands, while bundle B was found on typeM1 and P1 grasslands. A third bundle showed intermediate levels of both species richness and rather low levels of the previously mentioned three other properties, but the highest levels of soil carbon, SOM and TMB. Finally, two bundles with intermediate levels of above-ground green biomass, digestibility and species richness were separated along the second axis, with very low levels of soil carbon, SOM and TMB.

On the plateau as well the clustering of ecosystem properties distinguished the three strongly opposed bundles previously mentioned (here referred to as B5, B1 and B2) and two intermediate bundles (B3 and B4), with the difference of P3 bundle maximizing only digestibility and showed very low levels of all other properties (**Figure 3b**).

A

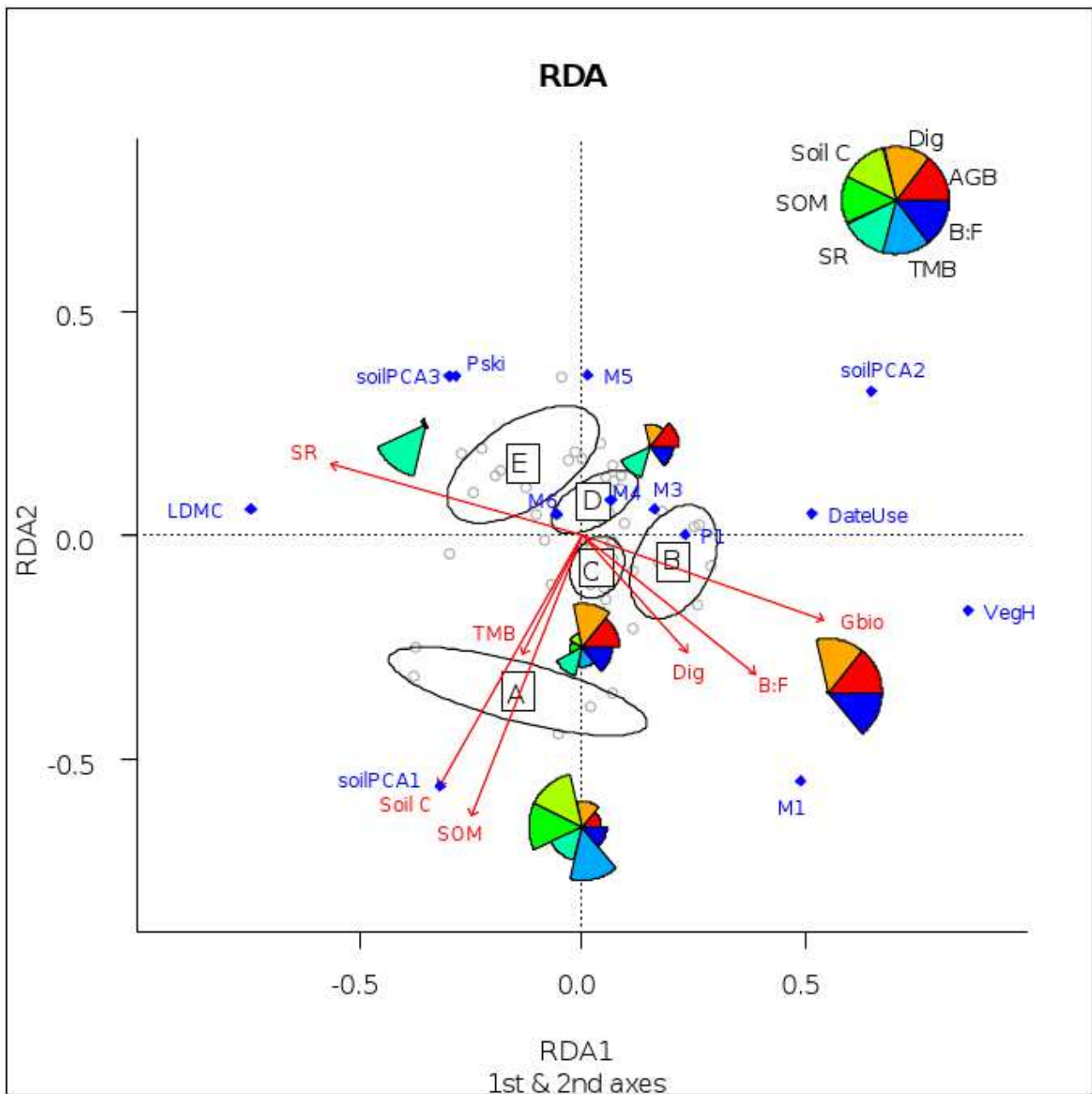


Figure 3A: Bundles of ecosystem properties on the whole territory

Ecosystem properties: Gbio - above-ground green biomass; B:F- bacteria:fungi ratio; Dig- digestibility; SoilC- soil carbon content; SOM- soil organic matter: SR- species richness; TBM- total microbial biomass;

Traits, management, soil: Dateflo- mean community date of flowering; DateUse- date of use; LCC- leaf carbon content; LDMC- leaf dry matter content; VegH- community mean vegetation height; soilPCA1,soil PCA2- 1st and 2nd axis of Soil-PCA;

Grassland types: M1 to M6- mown grasslands, P1- pastured grasslands; Pski- slopes. Bundles : A to E in (A), B1 to B5 in (B)

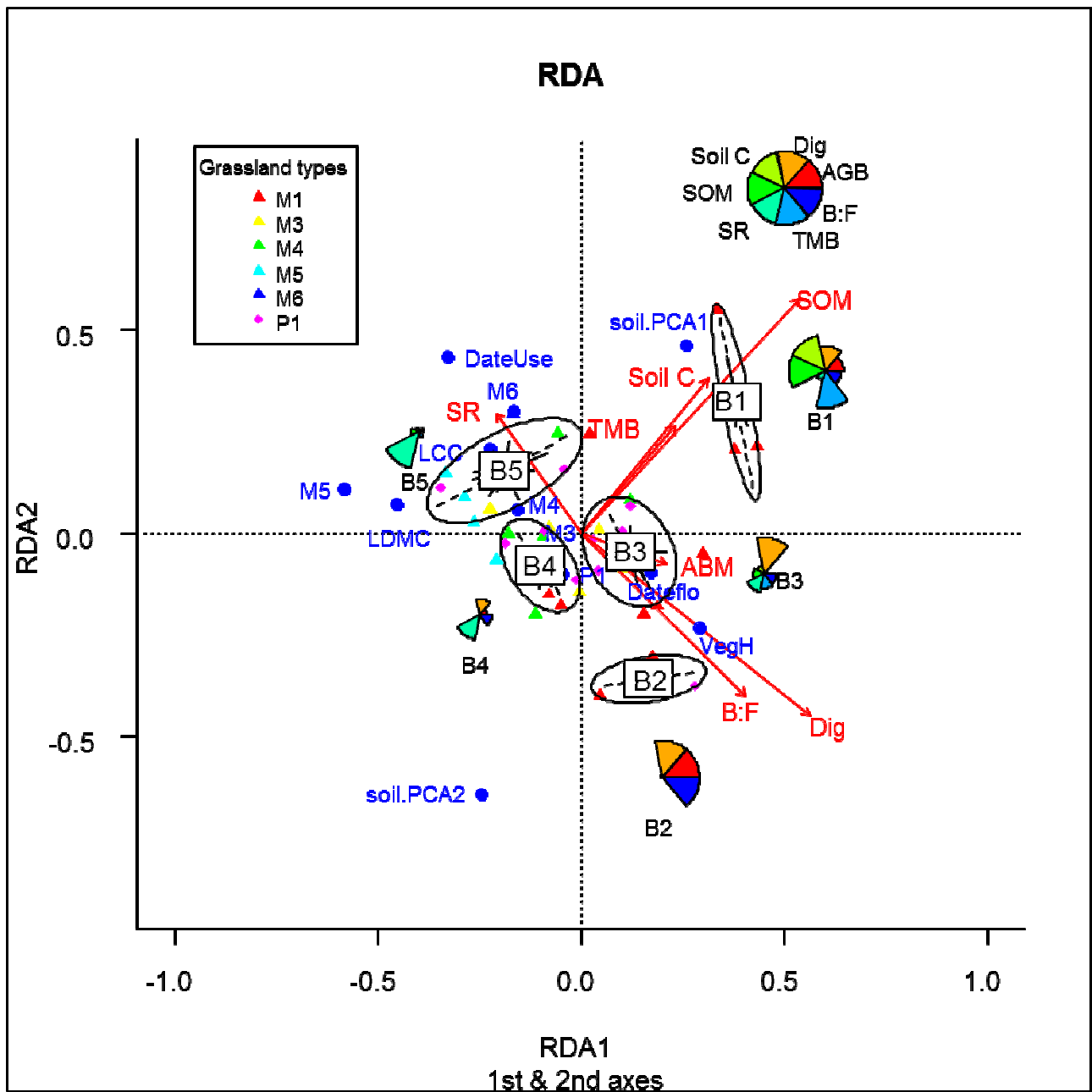


Figure 3B: Bundles of ecosystem properties on the plateau

Ecosystem properties: ABM- above-ground green biomass; B:F- bacteria:fungi ratio; Dig- digestibility; SoilC- soil carbon content; SOM- soil organic matter; SR- species richness; TBM- total microbial biomass;

Traits, management, soil: Dateflo- mean community date of flowering; DateUse- date of use; LCC- leaf carbon content; LDMC- leaf dry matter content; VegH- community mean vegetation height; soilPCA1, soil PCA2- 1st and 2nd axis of Soil-PCA;

Grassland types: M1 to M6- mown grasslands, P1- pastured grasslands; Pski- slopes.
Bundles : A to E in (A), B1 to B5 in (B)

Discussion

4.5 Relative contributions of grassland management, soil and plant traits to co-variations among seven ecosystem properties

In this study, we found a dominant effect of grassland management on the variations of ecosystem properties, consistent with previous studies showing that long-lasting land uses have an impact on ecosystem properties through soil stocks and plant communities (Lavorel et al. 2011, Quétier et al. 2007). This result was also consistent with the use of the agronomic grassland typology, which was built on levels of suitability criteria and included qualitative references to some of our ecosystem properties (ABM, hay digestibility), and some parameters correlated with others (e.g. nutrient availability levels, which can be assumed to be related with the B:F ratio (Bardgett 1999). The addition of soil variables and plot mean traits (CWM) increased the explanation of ecosystem properties, as in previous studies (Lavorel et al. 2011).

In the present study, the contribution of traits and the contribution of grassland management to the variations of ecosystem properties overlapped strongly (**Figure 1-a, 1-b**). This can be explained considering that vegetative height and leaf traits have been showed to be response traits strongly influenced by grassland management, and with effects on ecosystem functioning (Lavorel et al. 2011). Moreover the grassland typology used in our study, was built on the physiognomy of dominant graminoids (large, medium or fine-leaved) which is very closely linked to leaf traits (in particular LDMC: Duru 2009).

The contribution of abiotic soil parameters to the explanation of variations of the set of seven ecosystem properties was much lower than found by Legay et al. (submitted) using a manipulative approach where initial soil was constant and the functional composition of plant communities was manipulated. Variations in soil stocks - soil organic matter, soil total carbon content and total microbial biomass, were mainly associated with soil constraints (**Figure 1-c, 1-d**) which explained 50% (SOM, soil carbon) and 10% (TMB) of their variations respectively (data not shown).

Overall, the variations of the seven ecosystem properties within each grassland type were high, with overall similar coefficients of variation of ecosystem properties in grassland types. The non-explained fraction of the total variance of the ecosystem properties was large (62% on the plateau, Figure 1d). Recent focus on the interaction between microbial communities, soil abiotic parameters and plant traits showed an important contribution of the former to the variations of ecosystem properties: Grigulis et al. (2013) showed for instance that SOM was equally explained by plant traits and microbial traits. Legay et al. (2013) showed that ABM could be related to all three groups of variables. A part of the remaining variations may thus be explained by microbial

community traits. In addition, variation within individual grassland types may reflect a variety of past management for a given current management, to which vegetation, and especially soil, may not be fully adjusted.

4.6 Mechanisms underpinning trade-offs among ecosystem properties

The bundling of ecosystem properties highlighted the trade-off between digestibility, the B:F ratio, and biomass production (ABM) on the one hand, and species richness on the other hand (**Figure 3a and 3b**).

The association of LDMC with this gradient confirmed the relevance of the leaf economics spectrum theory to analyses of ecosystem service trade-offs (Lavorel & Grigulis 2012). The leaf economics spectrum describes a gradient from species characterized by less dense and nitrogen-rich leaves and fast growth (high SLA, high LNC) to species with denser, nutrient-poor leaves and slower growth (high LDMC, low LNC) (Wright et al. 2004). The link between the functional traits of the leaf economics spectrum and ABM is well supported in the literature (see review by Lavorel et al. 2013). Likewise, digestibility has been shown to be linked with LDMC at species and community levels (Gardarin et al. submitted), and Grigulis et al. (2013) demonstrated its applicability to a broader set of ecosystem properties associated with nutrient cycling.

Finally, exploitative communities (such as type M1 grasslands, with high levels of LNC and low levels of LDMC, **Figure S3**) have been shown to be associated with higher bacteria:fungi ratio (Bardgett & McAlister 1999) and rates of nitrogen mineralization: DeVries et al. (2013) and Grigulis et al. (2013) found that fertile habitat, characterized by soil microbial communities dominated by bacteria, and rapid microbial activities, were linked with greater fodder production, but poor C and N retention.

Plot-level species richness was overall quite high in this territory, ranging from 17 to 53 species on the plateau, and 37 to 76 species on summer grasslands. Plateau grasslands contained from 13% to 41% of the total number of species found on the plateau (129). Summer grasslands contained from 22% to 45% of the total number of species found on summer sites (168). Consistent with other grassland studies and with theory on the effects of site productivity and disturbance (Huston 1994), species richness could be explained by a bell-shaped curve relating go management intensity, increasing gradually in decreasing intensity of mown grasslands (from M1 to M6), and decreasing in extensive pastures (P5, P6). The majority of species found on the plateau were common grassland species, but we also found some protected species (*Pseudorchis albida*), suggesting the importance of the territory for biodiversity.

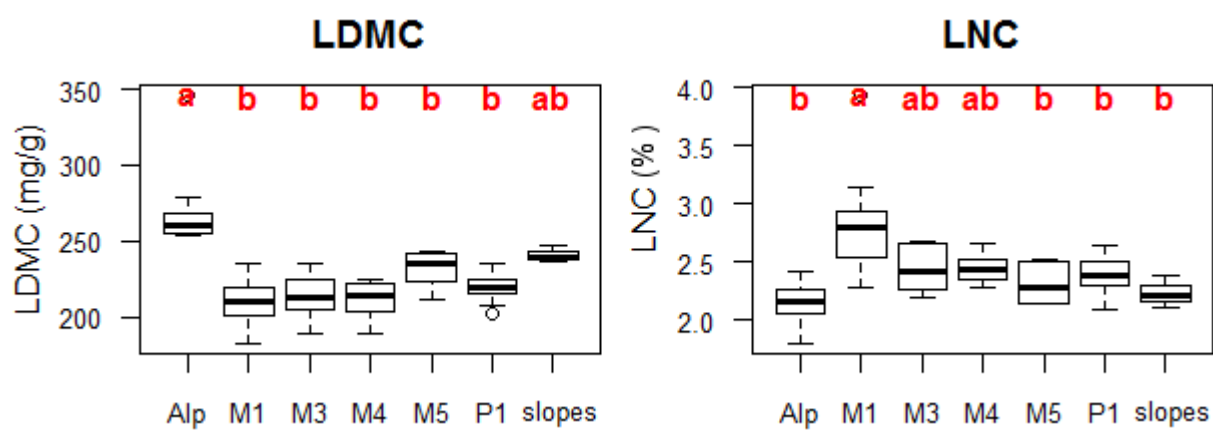


Figure S3 : variations of community weighted LDMC and LNC with grassland types

M1 to *M6* - mown grasslands, *P1* pastured grasslands, *Alp* - summer grasslands, *Slo*- slopes

LDMC – leaf dry matter content (mg/g); *LNC*- leaf nitrogen content(%)

4.7 *Perspectives toward ecological intensification*

No significant differences were found between different plateau grassland types in terms of nitrogen nutrition index (NNI) (Kruskal-Wallis test, $\chi^2 = 2.47$, $df = 6$, $p = 0.87$), and ABM was neither associated with INN nor soil N, SOM nor PNI, which suggests that nitrogen may not be the limiting factor in this area. We interpret this as the grasslands being located on the plateau of the saturation curve of primary production against fertilization. This suggests that there may be a very narrow potential for any intensification of practices towards higher green biomass production on the plateau. In any case, further analysis would be necessary on total annual biomass, as we analyzed here vegetation properties only at the first harvest and missed the finer land use practices linked with second and third mowing.

The date of use was an important management variable in our study, with significant effects on forage digestibility, which decreased with later date of use, in accordance with previous findings (see review by Ansquer, PhD thesis, Chapter III). It is interesting to note that the effect of soil (here WHC) fully overlapped with the effect of the date of use (**Fig S7**). Type P1 grasslands with higher water holding capacity were pastured later and thus showed a lower digestibility at consumption time. This may illustrate a trade-off between the need to wait until late spring for the soil to drain (for soil protection from trampling) and the dynamics of leaf quality.

The increase in species richness observed with increasing WHC was also partly linked with a delay in the date of use (**Figure S2b**): we can reasonably hypothesize a causal link between the delay in date of use and the increase in species richness, which would need further testing, but would be consistent with theory and observations (e.g. Wilkinson et al. 2012).

This implication of the date of use into key trade-offs among ecosystem services at this site suggests that rather than focusing on the management of fertility, practices towards ecological intensification should consider the very significant effects of date of use. A mix of earlier and later dates of use across the landscape and within individual farms should make it possible to mitigate the primary trade-off between production objectives and biodiversity conservation objectives.

The plateau RDA showed two well-defined and distinct axes associated with fodder properties (ABM and digestibility) and soil nutrient flux (BFR) opposed to soil stocks (organic matter, carbon and TBM interpreted as a microbial stock), the former being associated with gradients of plant traits and the latter with soil physical constraints (granulometry, water availability). This orthogonality between fodder properties and soil stocks suggests that an intensification towards plant communities associated with higher fodder quality and quantity might have no effect on soil stocks.

5 Conclusion

Overall, our analyses confirm joint effects of management, traits and soil abiotic parameters on the variations of ecosystem properties of grasslands, with the predominance of the management and traits. Land use and traits showed overlapping effects on the variations of ecosystem properties. The variations explained by traits were consistent with the leaf economics spectrum model and its implications for ecosystem functioning. The observed independence between ecosystem properties relevant to production (forage biomass, digestibility and nutrient turnover), on the one hand, and soil stocks (organic matter, carbon and microbial stocks) on the other hand, suggests that an intensification of fodder production might be compatible with the preservation of the soil resource base within the current management system. We highlighted that fine choices of practices such as the date of pasture or mowing depending on soil moisture have important consequences on some ecosystem properties relevant for ecosystem services and may influence biodiversity patterns. At local scale, it seems relevant for future research to better document the interdependence between farm functioning and ecosystem services.

6 Acknowledgements

We dearly thank all the people who have been involved in the field and lab work: Coline Byczek, Emilie Crouzat, Rémi Lasseur, Bernard Brunet, Gilles Favier, Lucie Bezombes, Nathan Daumergue, Alain Bédécarrats, Jean-Christophe Clément, Nicolas Legay.

Many thanks also to Lucia Sekulova, Luca Bragazza, Bjorn Robroek and Rob Mills from the EPFL-ENAC-ECOS, Lausanne, for the warm welcome, helpful instructions and advice concerning PLFA analyses; to Sébastien Danieli from IRSTEA, Grenoble, for carrying out the NIRS analyses; to Laurent Dobremez, Baptiste Nettier, Yves Pauthenet for selecting plots based on agronomic criteria; to Sylvain Bigot for providing meteorological data; to Philippe Choler and Ioan Negrutiu for the valuable input during numerous exchanges, namely during thesis committee sessions.

This study was funded by ANR SYSTERRA-MOUE and a Ministerial PhD fund, and acknowledges no conflict of interest.

7 Appendices

7.1 *Effect of management variables on EP*

RDA - The first axis was positively associated with above-ground green biomass and the bacteria:fungi ratio, and negatively associated with species richness ($R = 0.84$, $R = 0.753$, and $R = -0.86$, respectively, all $p < 0.001$), and ranked grasslands from summer grasslands to intensively used mown grasslands (Kruskall-Wallis test, $p < 0.01$) (**Figure S4**).

On the plateau, the first axis was significantly associated with the date of use ($R = 0.45^{**}$) and opposed hay digestibility and the bacteria:fungi ratio to species richness ($R = -0.79^{***}$, $R = -0.72^{***}$, $R = 0.52^{**}$). This first axis ranked mown grasslands from intensively used (M1) to extensively used types (M5) (**Figure S4**). The second axis was negatively correlated with soil organic matter ($R = -0.79^{***}$), and the third axis with total microbial biomass. Both the second and third axis ranked plots from clay to silt soils.

Effect of soil parameters on EP

RDA - On the whole dataset, the RDA showed that the gradients of organic matter and total microbial abundance, which drive the direction of the main variation within the summer grasslands and within M1 type grasslands, are explained by soil-PCA first axis, *i.e.* soil clay content and soil physical parameter associated. M5 type grasslands are located at the extremities of these gradients, and present all very low clay contents.

7.2 *Effect of community weighted mean plant traits on EP*

PCA - The Principal Component Analysis on traits variables (LNC, LCC, LPC, LDMC, VegH, HDIFF, C:N) identified three main axes responsible for 86% of the total variance (**Table S2**). The plane defined by the first two axes captured 75% of the total variance. In this space, a first gradient distinguished summer grasslands, characterized by high levels of LDMC and low plant heights and LPC), from plateau grasslands, with opposite characters. A second gradient opposed LNC to C:N and HDIFF, and ranked grasslands from sawed grasslands (part of type M1), with high LNC, low C:N and HDIFF (highly driven by a high presence of legumes ($R = -0.77$)), to more extensive grassland types (M3 and M4, then M5) with decreasing LNC and higher C:N, thus more conservative communities.

RDA - The first axis accounted for 85,8% of total inertia and opposed VegH to LDMC. It opposed above-ground green biomass to species richness, bacteria:fungi ratio ($R = -0.85^{***}$, $R = 0.83^{***}$, $R = 0.76^{***}$, $R = 0.41^{**}$) and hay digestibility. This first axis opposed summer grasslands to plateau grasslands (Kruskall-Wallis $p < 0.0001$) (**Figure S4**), with summer grasslands associated with small and conservative communities opposed to plateau grasslands with greater VegH and

associated with above-ground green biomass (**Figure S4f**). The second axis represented 11% of RDA inertia and was negatively associated with LCC ($R = -0.365$, $p < 0.01$), and mainly correlated with hay digestibility ($R = 0.77^{***}$) as well as with microbial biomass and soil organic matter ($R = 0.55^{**}$, $R = 0.46^{**}$).

When restricting the analysis to the plateau, the first axis accounted for 55.7% of total inertia, and was positively associated with LDMC and LCC (both $R = 0.35^*$) as explanatory variables with negative correlations with hay digestibility ($R = -0.81^{***}$) and the bacteria:fungi ratio ($R = -0.70^{***}$). This first RDA axis ranked mown grasslands types from intensively (M1) to extensive (M5) (Kruskal-Wallis, $p < 0.01$)

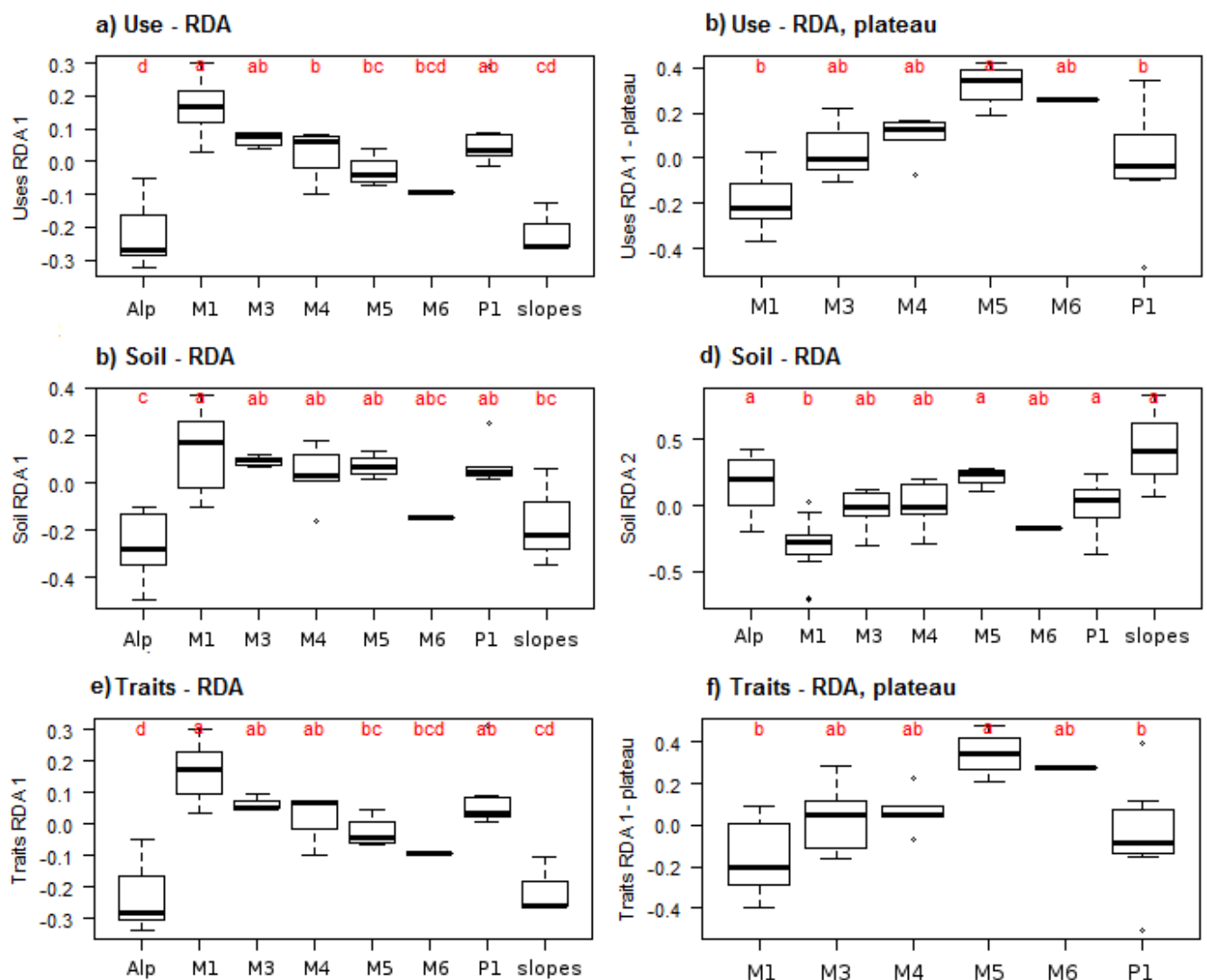


Figure S4 : Dispersion of grassland types and soil classes along RDA axis of LU, traits and soils submodels

M1 to M6 - mown grasslands, P1 pastured grasslands, Alp - summer grasslands,

8 References

- Ansquer, P., Al Haj Khaled, R., Cruz, P., Theau, J.-P., Therond, O., & Duru, M. (2009). Characterizing and predicting plant phenology in species-rich grasslands. *Grass and Forage Science*, 34, 57–70.
- Bardgett, R. D., Hobbs, P. J., & Frostegård, Å. (1996). Changes in soil fungal: bacterial biomass ratios following reductions in the intensity of management of an upland grassland. *Biology and Fertility of Soils*, 22(3), 261–264.
- Bardgett, R. D., & McAlister, E. (1999). The measurement of soil fungal : bacterial biomass ratios as an indicator of ecosystem self-regulation in temperate meadow grasslands. *Biology and Fertility of Soils*, 29, 282–290.
- Barnosky, A. D., Hadly, E. A., Bascompte, J., Berlow, E. L., Brown, J. H., Fortelius, M., ... Smith, A. B. (2012). Approaching a state shift in Earth ' s biosphere. *Nature*, 486, 52–58.
- Bennett, E. M., & Balvanera, P. (2007). The future of production systems in a globalized world. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(4), 191–198.
- Bligh, E., & Dyer, W. J. (1959). A rapid method of total lipid extraction and purification. *Canadian journal of biochemistry and physiology*, 37(8), 911–917.
- Borcard, D., Gillet F., Legendre P. (2011). *Numerical ecology with R*. Springer,.
- Burkhard, B., Kroll, F., Nedkov, S., & Müller, F. (2012). Mapping ecosystem service supply, demand and budgets. *Ecological Indicators*, 21, 17–29.
- Carpenter, S. R., Mooney, H. A., Agard, J., Capistrano, D., Defries, R. S., Diaz, S., ... Whyte, A. (2009). Science for managing ecosystem services: Beyond the Millennium Ecosystem Assessment. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(5), 1305–1312.
- Cassman, K. G. (1999). Ecological intensification of cereal production systems: yield potential, soil quality, and precision agriculture. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96, 5952–5959.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., ter Steege, H., Morgan, H.D., van der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G. & Poorter, H. 2003 Handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335–380.
- Crossman, N. D., Burkhard, B., Nedkov, S., Willemen, L., Petz, K., Palomo, I., ... Maes, J. (2013). A blueprint for mapping and modelling ecosystem services. *Ecosystem Services*, 4, 4–14.

- Cruz, P., De Quadros, F. L. F., Theau, J. P., Frizzo, A., Jouany, C., Duru, M., & Carvalho, P. C. F. (2010). Leaf traits as functional descriptors of the intensity of continuous grazing in native grasslands in the south of Brazil. *Rangeland Ecology & Management*, 63(3), 350-358.
- de Groot, R., Fisher, B., Christie, M., Aronson, J., Braat, L., Haines-Young, R., ... Shmelev, S. (2009a). The Economics of Ecosystems and Biodiversity : The Ecological and Economic Foundations (TEEB D0) Integrating the ecological and economic dimensions in biodiversity and ecosystem service valuation.
- de Vries, F. T., Thébault, E., Liiri, M., Birkhofer, K., Tsiafouli, M. a, Bjørnlund, L., ... Bardgett, R. D. (2013). Soil food web properties explain ecosystem services across European land use systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(35), 14296–14301.
- Dobremez, L., Borg, D., Madelrieux, S., Nettiér, B., Terrier, M., Chazoule, C., Fleury, P., Godet, J., Marin, A., Pauthenet, Y., Sérès, C., Havet, A. (2012). Attentes des acteurs sur l'élevage dans le Parc naturel régional du Vercors. ANR-Systerra-Mouve. 16p.
- Doré, T., Makowski, D., Malézieux, E., Munier-Jolain, N., Tchamitchian, M., & Tittoneil, P. (2011). Facing up to the paradigm of ecological intensification in agronomy: revisiting methods, concepts and knowledge. *European Journal of Agronomy*, 34, 197–210.
- Duru, M. (1994) Mineral nutritional status and botanical composition of pastures. II. Effects on nitrogen concentrations and digestibility of herbage. *European Journal of Agronomy*, 3, 125-133.
- Duru M, Lemaire G, Cruz P. 1997. The nitrogen requirement of major agricultural crops. Grasslands. In: Lemaire G, ed. *Diagnosis of the Nitrogen Status in Crops*. Heidelberg: Springer-Verlag, 59–72.
- Duru, M., Hossard, L., Martin, G., & Theau, J. P. (2009). A method based on the functional composition of vegetation for assessing agricultural value of permanent grasslands at the farm level. *Rencontres de la Recherche sur les Ruminants*, 16, 349–352. FAO <http://www.fao.org/home/en/>
- Foley, J., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G. B., Carpenter, S. R., ... Snyder, P. K. (2005). Global consequences of land use. *Science*, 309, 570–574.
- Gardarin, A., Garnier, É., Carrère, P., Cruz, P., Andueza, D., Bonis, A., ... Kazakou, E. (n.d.). Plant trait-digestibility relationships across management and climate gradients in permanent grasslands. *Journal of Applied Ecology*. submitted.

- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M. L., Roumet, C., Debussche, M., ... & Toussaint, J. P. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85(9), 2630-2637.
- Garnier, E., Lavorel, S., Ansquer, P., Castro, H., Cruz, P., Dolezal, J., ... & Zarovali, M. P. (2007). Assessing the effects of land-use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands: a standardized methodology and lessons from an application to 11 European sites. *Annals of botany*, 99(5), 967-985.
- GIS Alpes du Nord, (2002) Les prairies de fauche et de pâture des Alpes du Nord. Fiches techniques pour le diagnostic et la conduite des prairies. Groupement d'intérêt scientifique des Alpes du Nord, Chambéry.
- Griffon, M. (2009). What will be the future of the pastures and forage crops in the next decades? *Fourrages*, 200, 539–546.
- Grigulis, K., Lavorel, S., Krainer, U., Legay, N., Baxendale, C., Dumont, M., ... Clément, J.-C. (2013). Relative contributions of plant traits and soil microbial properties to mountain grassland ecosystem services. *Journal of Ecology*, 101, 47–57.
- Huston, M.A. (1994) Biodiversity, the coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press, Cambridge.
- Jeannin, B., Fleury, P., & Dorioz, J. (1991). Typologie des prairies d'altitude des Alpes du Nord: méthode et réalisation. *Fourrages*, 128, 379–396.
- Jones, D. L., & Willett, V. B. (2006). Experimental evaluation of methods to quantify dissolved organic nitrogen (DON) and dissolved organic carbon (DOC) in soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 38(5), 991-999.
- Jouany C, Cruz P, Petibon P, Duru M. 2004. Diagnosing phosphorus status of natural grassland in the presence of white clover. *European Journal of Agronomy* 21: 273-285.
- Laliberté, E., and P. Legendre (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91, 299-305.
- Laliberté, E. and B. Shipley. (2011). FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package version 1.0-11.
- Lamarque, P., Quétier, F., & Lavorel, S. (2011). The diversity of the ecosystem services concept and its implications for their assessment and management. *Comptes Rendus Biologies*, 334, 441–449.

- Lavorel, S., Grigulis, K., Lamarque, P., Colace, M.-P., Garden, D., Girel, J., ... Douzet, R. (2011). Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology*, 99, 135–147.
- Lavorel, S., & Grigulis, K. (2012). How fundamental plant functional trait relationships scale-up to trade-offs and synergies in ecosystem services. *Journal of Ecology*, 100, 128–140.
- Lavorel, S., Storkey, J., Bardgett, R. D., de Bello, F., Berg, M. P., Le Roux, X., ... Harrington, R. (2013). A novel framework for linking functional diversity of plants with other trophic levels for the quantification of ecosystem. *Journal of Vegetation Science*, 24(5), 942–948.
- Legay, N., Lavorel, S., Baxendale, C., Krainer, U., Cantarel, A., Kastl, E., Colace, M.-P., Bahn, M., Grigulis, K., Poly, F., Pommier, T., Schlöter, M., Clément, J.-C. and Bardgett, R. D. (2013). Plant – soil – microorganism interactions associated with bundles of ecosystem services in mountain grasslands. Submitted.
- Lemaire, G. & Gastal, F. (1997) N uptake and distribution in plant canopies. Diagnosis on the nitrogen status in crops (ed. G. Lemaire), pp. 3-44. Springer-Verlag, Heidelberg, Germany.
- Le Roux, X., Barbault, R., Baudry, J., Burel, F., Doussan, I., ... Trommetter, M. (2009). Agriculture et biodiversité. Valoriser les synergies. Expertise scientifique collective. Quae, Versailles.
- Levy, E. B., & Madden, E. A. (1933). The point method of pasture analysis. *New Zealand Journal of Agriculture*, 46(5), 267-179.
- Martín-López, B., Iniesta-Arandia, I., García-Llorente, M., Palomo, I., Casado-Arzuaga, I., Garcia Del Amo, D., ... Montes, C. (2012). Uncovering Ecosystem Service Bundles through Social Preferences. *PloS one*, 7(6).
- MEA. (2005). Living Beyond Our Means - Natural assets and human well-being - Statement from the Board. Millenium Ecosystem Assessment - World Health. 28p.
- Mouchet, M., Lamarque, P., Martín-López, B., Crouzat, E., Gos, P., Byczek, C., Lavorel, S. (2013). A road map to quantifying bundles and trade-offs between ecosystem services. Submitted.
- Nagendra, H., Reyers, B., & Lavorel, S. (2013). Impacts of land change on biodiversity: making the link to ecosystem services. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 5, 1–6.
- Oksanen J., Blanchet G., Kindt R., Legendre P., Minchin P. R., O'Hara R. B., Simpson G. L., Solymos P., Stevens M. H. and Wagner H. (2013). vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-7.
- Ostyn P. (1071) Influence of soil conditions on its moisture at pF3. *Annales Agronomiques*, 2, 451-476

- Pontes, L. S., Carrere, P., Andueza, D., Louault, F., & Soussana, J. F. (2007). Seasonal productivity and nutritive value of temperate grasses found in semi-natural pastures in Europe: responses to cutting frequency and N supply. *Grass and Forage science*, 62(4), 485-496.
- Quétier, F., Lavorel, S., Thuiller, W., & Davies, I. (2007). Plant-trait-based modeling assessment of ecosystem-service sensitivity to land-use change. *Ecological Applications*, 17(8), 2377–2386.
- Quétier, F., Thébault, A., & Lavorel, S. (2007). Plant traits in a state and transition framework as markers of ecosystem response to land-use change. *Ecological Monographs*, 77(1), 33-52.
- R Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Raudsepp-Hearne, C., Peterson, G. D., Tengö, M., Bennett, E. M., Holland, T., Benessaiah, K., ... Pfeifer, L. (2010). Untangling the environmentalist's paradox: Why is human well-being increasing as ecosystem services degrade? *BioScience*, 60(8), 576–589.
- Reyers, B., Polasky, S., Tallis, H., Mooney, H. A., & Larigauderie, A. (2012). Finding common ground for biodiversity and ecosystem services. *BioScience*, 62(5), 503–507.
- Seppelt, R., Dormann, C. F., Eppink, F. V., Lautenbach, S., & Schmidt, S. (2011). A quantitative review of ecosystem service studies: approaches, shortcomings and the road ahead. *Journal of Applied Ecology*, 1–7.
- Seppelt, R., Fath, B., Burkhard, B., Fisher, J. L., Grêt-Regamey, A., Lautenbach, S., ... Oudenhoven, A. P. E. Van. (2012). Form follows function? Proposing a blueprint for ecosystem service assessments based on reviews and case studies. *Ecological Indicators*, 21, 145–154.
- Steinfeld, H., Gerber, P., Wassenaar, T. D., Castel, V., & De Haan, C. (2006). *Livestock's long shadow: environmental issues and options*. Food & Agriculture Organization.
- Ward J. (1963) Hierarchical Grouping to Optimize an Objective Function. *Journal of American Statistical Association*, 58, 236–244.
- White, D. C., Davis, W. M., Nickels, J. S., King, J. D., & Bobbie, R. J. (1979). Determination of the sedimentary microbial biomass by extractible lipid phosphate. *Oecologia*, 40(1), 51-62.
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., ... Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821–827.

CHAPITRE 3

Influence of landscape complexity and local management intensity on the bundling of ecosystem services supplied in a permanent grasslands dominated landscape

Authors:

Gos P., Sheeren D., Lavorel S.

Influence of landscape complexity and local management intensity on the bundling of ecosystem services supplied in a permanent grasslands dominated landscape

Abstract

1. Spatially explicit evaluations of the provision of multiple ecosystem services is an important step for supporting policy, management and land planning.
- 2.. Here we used Raudsepp-Hearne et al.'s (2010) framework for analyzing the provision of multiple ecosystem services across landscapes and detect ecosystem service bundles in the landscape. We mapped six ecosystem properties relevant for grassland ecosystem services: above-ground biomass production at first harvest (ABM), fodder digestibility, plant species richness, soil organic matter content (SOM), soil carbon content, and soil bacteria:fungi ratio (BFR) on the basis of a map a grassland types on a plateau in the French pre-Alps.
3. We aimed at testing the relationship between landscape heterogeneity and intensity of management and their effects on the bundling of ecosystem properties and the tradeoffs among them.
4. The bundles of ecosystem properties responded to geographical factors (slope), landscape heterogeneity, intensity of management and plot characteristics (shape complexity) of grasslands. The positive relationship between management intensity and landscape heterogeneity, both associated with higher digestibility and lower species richness, suggested that the studied permanent grassland-dominated system was restricted to the first increasing portion of the bell-curve response of production to management intensity.
5. The bundles of ecosystem properties reflected the geographic factors that have structured human activities and associated land use and thereby ecosystem services in specific areas of the landscape. We conclude that the exploration of the functions allocated to grasslands – which encompass the organization of farming activities within geographic constraints- would permit a better understanding of the bundling of ecosystem services.

Résumé

1. L'évaluation spatialement explicite de la production de multiples services écosystémiques est une étape importante pour l'aide à la prise de décision, à la gestion et à la planification du territoire.
2. Dans cette étude nous considérons le cadre conceptuel développé par Raudsepp-Hearne et al. (2010) à l'échelle du paysage pour analyser la fourniture de multiples services écosystémiques et pour identifier des bouquets de services écosystémiques. A partir d'une carte des types prairiaux sur un plateau prairial des pré-Alpes françaises, nous avons réalisé la cartographie de six propriétés écosystémiques pertinentes pour les services écosystémiques prairiaux : la production de biomasse végétale aérienne jusqu'à première récolte, la digestibilité du fourrage, la richesse spécifique végétale, le contenu en matière organique du sol, le contenu en carbone du sol et le rapport bactéries/champignons du sol.
3. Nous avons testé la relation entre hétérogénéité du paysage et intensité de gestion, ainsi que leurs effets sur les bouquets de propriétés écosystémiques et des incompatibilités entre elles.
4. Les bouquets de propriétés écosystémiques étudiés présentent une réponse à des facteurs géographiques (pente), à l'hétérogénéité du paysage, à l'intensité de gestion et à certaines caractéristiques (complexité de forme) des parcelles prairiales. La relation positive mise en évidence entre intensité de gestion et hétérogénéité du paysage, toutes deux associées par ailleurs à une meilleure digestibilité et à une plus faible richesse spécifique végétale, suggère que le système prairial étudié se positionne uniquement sur la portion croissante de la courbe de réponse en cloche de la production à l'intensité de gestion.
5. Nous suggérons que les bouquets de propriétés écosystémiques détectés reflètent les facteurs géographiques qui ont structuré les activités humaines et les usages des sols. Nous en concluons que l'étude des fonctions allouées aux parcelles -qui résultent de l'organisation du travail agricole au sein des contraintes spatiales- permettrait de mieux comprendre les regroupements des services écosystémiques en bouquets.

1 Introduction

The ecosystem services (ES) concept, referring to the various goods and services that ecosystems provide and contribute to human well-being and economic wealth (Costanza et al. 1997, Millennium Ecosystem Assessment 2005, TEEB 2010), has been globally accepted in the ecological and economic literature for the purposes of assessing the state of ecosystems at a variety of scales (Seppelt et al. 2011, Crossman et al. 2013).

As the supply and demand for ecosystem are spatially explicitly (Balvanera 2001, Martinez-Harms et al. 2012) and spatially heterogeneous (Fisher et al. 2009, Bastian et al. 2012), ecosystem service assessments supporting decision making should be supported by maps of ecosystem service supply and demand (Crossman et al. 2013), following the example of projections of biodiversity in response to land use and climate biodiversity changes (*e.g.* Verburg, et al. 2010, Engler et al. 2011). The mapping of ecosystem services has received intensive efforts over the last decade (see Martinez-Harms & Balvanera 2012 and Crossman et al. 2013 for recent reviews). Current practice involves the use of land cover maps as first proxies for ecosystem service quantification (*e.g.* Costanza et al. 1997, Kienast et al. 2009), but the shortcomings of their sole use (see Eigenbrod et al. 2010, Di Sabatino et al. 2013) have been addressed by complementing them by vegetation and soil data (*e.g.* Egoh et al. 2008) or the use of ecological models (Lautenbach et al. 2011, Lavorel et al. 2011, Lamarque et al. 2013) (see Martinez Harms & Balvanera 2012 for a review of ES mapping methods).

Among other critical points identified by recent reviews of practices in ecosystem service assessment (Seppelt et al. 2011, Crossman et al. 2013), the restriction of most individual studies to very few ecosystem services rather than to multiple ecosystem services also calls for concern. The supply of different ecosystem services may not be independent when individual ecosystem services rely on the same ecosystem process or are affected by common external factors (Bennett, Peterson & Gordon 2009, Lavorel & Grigulis 2012, Mouchet et al. submitted). “Bundles” of ecosystem services have been defined as associations between multiple ecosystem services that are consistent in space and time due to shared mechanisms (Raudsepp-Hearne, Peterson & Bennett 2010).

A further gap in recent ecosystem service assessment practice, especially in the case of local to regional assessments, regards the consideration of landscape-scale processes which affect the dynamics of biodiversity and some ecosystem processes (Lautenbach et al. 2011, Laterra et al. 2012, Mitchell et al. 2013). Although ecosystem service assessment frameworks have mostly been developed independently of landscape ecology these authors have recognized it as a relevant field that needs to be incorporated into ecosystem service assessment, as already pointed out in the case

of scientifically-sound sustainable landscape planning (Potschin and Haines-Young, 2006, Termorshuizen & Opdam, 2009).

Bridging the gap between these two research area are challenging, and calls for a better understanding of the links between landscape structure, the movement of organisms through the landscape, and the provision of multiple ecosystem services (Mitchell et al. 2013).

The effects of landscape patterns on ecosystem services can be divided into direct and indirect effects. Direct effects are expected on ecosystem services that mechanistically involve landscape structure, such as pollination and insect pest regulation, or ecosystem services associated with water flows (fresh water provision and quality), sometimes even referred as “landscape services” (Termorshuizen et al. 2009). Indirect effects may occur when landscape connectivity ensures the persistence of populations and thereby increases biodiversity that contributes to ecosystem functioning and services (Mitchell et al. 2013). In the following we briefly review critical knowledge on landscape-scale dynamics and processes that should be considered when assessing ecosystem service bundles at landscape scale, with a specific focus on grasslands and on their dynamics of biodiversity (*i.e.* indirect landscape effects).

First, in addition to well-known effects of grassland management, the amount of the available habitat is an important factor determining the persistence of individual species in the local pool (Fahrig 2002), and thereby species diversity (Piqueray et al. 2011). In fragmented landscapes, total habitat area is the first factor influencing species richness directly (Gaujour et al. 2012, Tschamntke et al. 2012), but it has also been shown that landscape connectivity, which is mechanistically linked to the amount of habitat and its spatial configuration (Fahrig et al. 2011), can significantly affect grassland plant species diversity (Reitalu et al. 2011; see Gaujour et al. 2012 for a review). Functional connectivity, provided by direct connections between grassland patches or by corridors that allow movements from one habitat patch to another, increases species richness by increasing colonization rates and decreasing extinction rates. In addition, management and landscape connectivity may interact as some practices such as mowing (Gaujour et al. 2012) or grazing (Poschlod 1998, Tackenberg et al. 2005) provide favourable conditions for seed dispersal, thereby increasing functional connectivity.

In addition to the effects of the present configuration of the landscape (landscape heterogeneity, habitat fragmentation and connectivity; Gaujour et al. 2012), a number of studies have demonstrated significant effects of historical landscape connectivity on present plant species diversity in landscapes with reduced proportions of semi-natural grasslands (Lindborg and Eriksson, 2004, Piqueray et al. 2011). Such effects have been interpreted as reflecting an extinction debt caused by delayed response of some species to habitat loss (Tilman et al. 1994). Some studies have even showed significant effects of the surrounding land-cover in the historical - rather than present-

day – landscape on the taxonomical (Reitalu et al. 2011) and functional (Vandewalle et al. 2013) diversity of grassland communities.

Landscape heterogeneity provides a second set of mechanisms that increase regional species pools and increase, the number of seed sources (Gaujour et al. 2012). Tscharntke et al. (2012) reviewed the influence of landscape composition and configuration on the structure of ecological communities, ecosystem functioning and services through effects on biodiversity patterns, population dynamics and the selection of functional traits. One process of particular interest is that increasing landscape heterogeneity enhances beta diversity, *i.e.* the turnover of species among habitat patches, more than alpha diversity (the species diversity within individual habitat patches). These effects however vary among taxa, as species with lower dispersal abilities being more strongly influenced by landscape heterogeneity than species with higher dispersal abilities. Both alpha and beta diversity then contribute to increasing functional diversity, providing insurance (ecological resilience) against environmental variability and disturbance through functional redundancy (Tscharntke et al. 2005, 2012). In agricultural landscapes, non-crop area has been considered as a proxy for landscape complexity, and thus for habitat type diversity (Latterra et al. 2012, Tscharntke et al. 2012). It is therefore expected that increasing non-crop areas favour species and functional diversity not only by being associated with greater total availability of natural or semi-natural habitats, but by fostering greater landscape heterogeneity.

Lastly, while habitat fragmentation and habitat loss *per se* are widely considered as factors influencing species richness, Tscharntke et al. (2012) warn about the overestimation of fragmentation *per se* as a driver of biodiversity loss, because of (i) its interactions with underlying environmental drivers of beta diversity, (ii) the fact that only few studies have efficiently discriminated habitat fragmentation from habitat loss, and (iii) the limited applicability of island biogeographical models that underpin much of current habitat fragmentation theory when the matrix surrounding habitat fragments is not entirely hostile..

In their study, Latterra et al. (2012) showed that spatial complexity influenced the availability of ecosystem services. On their study site, landscape cells defined both at fine grain (8 x 8 km²) and coarse grain (20 x 20 km²) were well distinguished by their proportion of crops, which itself was negatively correlated with the heterogeneity of land use in cell, and was thus taken as a proxy for decreasing landscape complexity. In their study site the landscape-cells covered a large range in the proportion of crops (20-90). Using fine-grained cells, they showed a bell-curve response of non-crop ecosystem services to the proportion of crops in cell. We were interested in the responses of ecosystem services to landscape complexity in the permanent grasslands dominated plateau of Méauvre.

In this study we investigated the provision of multiple ecosystem services in a grassland-dominated landscape in the French pre-Alps Vercors range, which is dominated by livestock farming systems. Our objective was to identify spatially consistent bundles of ecosystem services (Raudsepp-Hearne, 2010, Mouchet et al. 2012) and the spatial factors influencing their distributions.

For this, we analyzed the variations of six ecosystem properties associated with key grassland ecosystem services: above ground biomass production to first harvest (AGB), fodder digestibility, plant species richness (SR), soil organic matter content (SOM), soil carbon content and soil bacteria/fungi ratio (BFR). AGB and hay digestibility are of direct interest for livestock farmers who put priority on one and/or the other for individual grasslands within their farm, while plant species richness is an indicator addressing biodiversity-orientated practices / objectives. Soil carbon content was incorporated as an indicator of climate regulation, while SOM and microbial parameters were considered as indicators of the maintenance of soil quality. We mapped this six ecosystem properties for 1415 grasslands with known management, and tested how their variations can be explained by landscape indicators such as local spatial heterogeneity, proportion of ploughed land, distance to natural habitats such as forest and rivers, and slope.

We hypothesized that: (i) connectivity to semi-natural habitats (forest, non-ploughed permanent grasslands and wet meadows) influence the level of species richness, (ii) the intensity of management, reflected by the proportion of ploughed land, influences landscape complexity (iii) increasing landscape complexity is associated with a trade-off between species richness and provisioning services.

2 Material and methods

2.1 Study site and field measurements

The study site is located in the French Pre-Alps, in North Vercors, on the plateau of Méaudre (45°07'N, 5°31' E). The total area of this reference territory is 78 km², and is covered by 32% forest, 59% grasslands and 5% built areas (Lasseur 2012). In this study, we focused on the grassland component of this landscape, and specifically on the central plateau at an altitude ranging from 930m to 1311m the elevation of the sampled plots ranges from 930m to 1311m on the plateau where livestock farms use a mosaic of ploughed and sown, mown and grazed grasslands.

This grassland area was mapped quasi exhaustively based on the field survey conducted in May-July 2012 for 1415 grasslands. For this, each grassland was visually assigned to management types using the GIS Alpes du Nord typology (GIS ALPES DU NORD, 2002)

We sampled 38 plots, classified according to a preexisting typology based on the visual frequency of different plant types (GIS ALPES DU NORD, 2002). This typology was built on the basis of studies aiming at defining the 'use value' - *i.e.* grassland quality with respect to the expectations of the farmer- of alpine grasslands based on four suitability criteria: dynamics of above-ground biomass during plant growth and regrowth, temporal dynamics of hay nutritional food value (hay nitrogen content and digestibility), hay harvest suitability (drying needs, losses during haying) and vegetation community dynamics (Jeannin, Fleury, Dorioz, 1991). The typology combines the percentage of non-leguminous dicots as integrators of the effects of mowing earliness and fertilization, and physiognomy of dominant grasses as integrators of soil nutrient and environment water availability. In order to facilitate sampling, and especially because some categories may be difficult to distinguish in the field), we simplified this original grassland typology. Using expert knowledge and field observations by agronomers, we distinguished mown and pastured grasslands, and divided each of them into 6 subtypes (M1-M6 and P1-P6) ranked by decreasing intensity of use. Overall, mown grasslands covered a total of 59 % of the landscape, while pastures covered 30 %. The distribution of the different grassland types is presented in **Table1**. We subsequently used these grassland types as proxies for land use.

2.2 Field quantification of plant diversity ecosystem properties

In order to reflect dominant grassland types in the landscape, we sampled 36 plots representative of the M1, M3-M6, P1, and P5 types (Table 1). In addition to the information on overall use through grassland type, we assessed the date of first mowing (or pasture) through weekly surveys of each plot.

2.2.1 Floristic inventories

All species were recorded within each plot and the relative abundance of each species was obtained by the “point-quadrat” sampling (Levy & Madden 1933). For a given plot, the local abundance of each species was determined as the number of hits among 160 sampling points evenly distributed within four 50x50cm² and two 2x2m² quadrats located randomly within the plot.

2.2.2 Soil and nutrient availability analyses

Five 10 cm-deep soil cores were randomly sampled in each plot then pooled together before measurements. Soil texture, soil total carbon and nitrogen, were measured following previously described protocols (Grigulis et al. 2013). Soil water holding capacity (WHC) and water availability (AW = WHC – permanent wilting point) were calculated using texture and total carbon data (Osty 1971).

Fresh sieved (*i.e.* 5.6-mm mesh) soil samples were stored at -20°C (for further phospholipids fatty acids (PLFA) analyses), or 4°C and immediately (within 48h) processed for microbial communities analysis, and for soil chemical analysis. Soil water content (SWC) was determined on fresh soil dried at 70°C for one week. Soil subsamples were air dried and ground to measure total soil C and N using a FlashEA 1112 elemental analyser (Fisher Scientific Inc., Waltham, MA, USA). Soil pH was measured using a 1:4 (soil: distilled water) solution. Soil density was obtained measuring the dry mass of a fixed volume soil core. Soil nutrients (ammonium (NH₄⁺-N), nitrate (NO₃⁻-N), total dissolved nitrogen (TDN), and dissolved organic nitrogen (DON)) were measured from 0.5 M K₂SO₄ soil extracts (Jones and Willett, 2006), then analyzed on a FS-IV colorimetric chain (OI-Analytical, College Station, TX, USA).

A PCA on soil parameters identified three main axes explaining 46%, 19%, and 12% of the variation of the data set, respectively. The first axis was significantly associated with water availability (WHC, wilting point) and soil granularity (clay and sand content) and the physical parameters associated with clay content (Cation exchange capacity (CEC), pH, soil N content) (table 3). The second axis was significantly associated with WA and silt. The third axis was significantly associated with the soil phosphorus content and apparent density. We then used these soil-PCA axes as integrated soil abiotic parameters for subsequent analyses of the variation of ecosystem properties across the landscape (see below).

In addition to these soil measurements, nitrogen and phosphorus nutrition indices (NNI and PNI, respectively) were measured in each plot to quantify actual nutrient availability to plant growth (Lemaire & Gastal 1997). Briefly, using standard protocols (Garnier et al. 2007), we sampled above-ground live biomass in four 0.25m² quadrats at vegetative stage, in may 2011 and 2012. Live dicots and grasses were separated from leguminous.

NNI was calculated as the ratio between the actual nitrogen concentration of above ground biomass and the critical nitrogen concentration (*i.e.* concentration allowing potential growth; Lemaire and Gastal 1997). PNI was calculated as proposed by Duru and Ducrocq (1997) and Jouany *et al.* (2004).

2.2.3 Plant vegetative traits

Plant vegetative traits [vegetative height (VegH), flower exposition (FE), leaf dry matter content (LDMC), leaf nitrogen, carbon and phosphorus concentrations (LNC, LCC and LPC)] assumed as relevant to ES provision (Quétier et al. 2007) were measured for all species making up 80% of cumulated biomass following standard protocols (Cornelissen et al. 2003, Garnier et al. 2007). Briefly, within each grassland type, for each species contributing to the cumulated 80% of biomass 20 individuals were measured for vegetative and reproductive height (with flower exposition as

their difference), and the last mature leaf of 10 individuals were collected, prepared and measured for LDMC, LNC, LCC and LPC. For each trait within each plot, we calculated the community-weighted mean trait value (CWM; Garnier et al. 2004), where the trait value for each species (available at treatment level) was weighted by its relative abundance in the plot using the FD package (Laliberté et Shipley, 2011).

The abundances of individual grass species in the relevés were also used to calculate the abundance of early- and late- flowering grass species, the abundance of conservative grass species, and the abundance of exploitative grass species (Gos, PhD Thesis, chap...) following perennial grass species typology by Cruz et al. (2010). This typology was built-up using the values of 6 functional characteristics that discriminate among the agricultural qualities of the species (for the leaves: dry matter content, specific foliar area, length of life duration, resistance to breakage; for the whole plants: flowering date, maximum height),

2.2.4 Flowering phenology

Flowering phenology (date of flowering onset) was surveyed for all abundant grass species in 2011 and 2012 across the 48 plots. The restriction of this trait to grass species is grounded on the convergence in the timing of flowering between grass and dicots within a given community (Ansquer 2009), and on the overall greater relevance to farmers of grass flowering as a marker for a switch of a grassland towards lower quality. For each species, the phenological state (vegetative, ears in their sheath, developed ears, and flowering ears) was determined once a week as the dominant state of the population. Using data from the 38021001 Autrans Météo France station, date of flowering onset was transformed to growing degree days adjusted to altitude for each plot by applying a 0.6°C/100m decline. Community weighted mean of flowering dates was calculated using the FD package but was not significant in the models, therefore will not be presented henceforth.

2.2.5 Ecosystem properties

Five variables were selected as ecosystem properties associated with ecosystem services: above-ground green biomass (AGB, t.ha⁻¹), digestibility, soil carbon content, soil organic matter (SOM), and bacteria/fungi ratio (BFR), respectively associated with the following ecosystem services as hay quantity and quality, carbon storage, retention of nutrients in soil (Lavorel et al. 2011, Grigulis et al. 2013) In addition plant species richness (SR) was considered as a seventh ecosystem property of interest, given current local stakes around trade-offs between dairy production and biodiversity conservation (Dobremez et al. 2012).

AGB was estimated using calibrated height measurements (Lavorel et al. 2011). Digestibility of green biomass was measured at the maximum growing rate of vegetation, at the end of June, on a 1m² sample of vegetation within each plot cut on a 10cmx10m line, sorted, dried for

72h at 60°C, grinded with a 0.5mm grid and analyzed with Near InfraRed Spectrometry (NIRS) to determine N total content and digestibility of the green biomass (Pontes et al. 2007).

Soil carbon content was measured as described above. SOM was measured by loss on ignition. Fungal and bacterial biomass were measured by phospholipid fatty acid (PLFA) analysis using the Bligh and Dyer method (1959), adapted by White *et al.* (1979) and described by Bardgett *et al.* (1996). Briefly, this involved the extraction, fractionation and quantification of microbial phospholipids. The fatty acids i15:0, a15:0, 15:0, i16:0, 17:0, i17:0, cy17:0, cis18:1 ω 7 and cy19:0 were chosen to represent bacterial fatty acids and 18:2 ω 6 to represent fungal fatty acids (Bardgett and McAlister, 1999). Total PLFA was used as a measure of active microbial biomass. The fungi to bacteria ratio was calculated by dividing the fungal PLFA marker (18:2 ω 6) by summed bacterial PLFAs (Bardgett *et al.* 1996), and considered as a proxy for the activity of mineralisation.

2.3 Modeling ecosystem properties at landscape scale

We first modeled ecosystem properties (EP) at plot scale using linear models with grassland types taken as proxy for land use (LU) as explanatory variables. Following Lavorel et al. (2011), we compared these models to 1) *traits + abiotic* models, that used plot mean traits and soil parameters as explanatory variables, and 2) *LU + traits + abiotic* models, that used plot mean traits, soil parameters, grassland types and the date of use, as explanatory variables, to estimate the ecological information lost when using mean values by grassland types as proxies for EP.

Traits + abiotic and *LU + traits + abiotic* models were selected using forward selection of linear models explanatory variables by decreasing Aikike's index criterion (AIC). Inflated Type I error was avoided by forward selecting only models for which a global test where all explanatory variables was significant (Blanchet et al. 2008).

Normality of residuals of each model was checked using the Shapiro test. Soil C and BFR were log-transformed to meet normality. Digestibility and residuals from digestibility models showed non normal distribution whatever the (log- or arctan-) transformation tested.

As a second step, we modeled fecosystem properties across the landscape by extrapolating plot level models to the map of grassland types. Given that neither relevant soil nor plant trait data were available outside of the sampled plots, AGB, digestibility, SOM, BFR and plant species richness were calculated by applying *LU* models on this map. Soil C was mapped using the significant effect of slope in addition to land use (**Table 3**) using a slope raster derived from the 50m DEM (BD ALTI, IGN 2009). Mantel's correlogram was applied to the residuals of the models, to test the spatial autocorrelation left unexplained by the models. No spatial autocorrelation was found in the

residuals of any model. The mean and standard deviation of ecosystem properties were then calculated across the whole plateau.

As a final step, the total of ecosystem properties was calculated as the sum of standardized ecosystem properties for each grassland. Spots with particularly high and low levels of individual ecosystem properties were assessed by calculating the Getis-Ord GI-star statistics within a fixed 250m distance around each polygon of the map (Arc GIS, ESRI, ArcMap, 10.0). Polygons with particularly high and low levels of individual ecosystem properties were defined as GiZ score > 1.96 (res. GiZ score < -1.96), which corresponds to p-values < 0.05 (Arc GIS help manual). Levels of hotspots (resp. coldspots) were then calculated as the sum of the six presence maps of particularly high (resp. low) levels of individual ecosystem properties. We tested the association of grassland types to the different levels of cold- and hotspots by dividing the proportion of each grassland type found associated to one level of cold- or hotspot by the proportion of the grassland type in the landscape. We considered that a ratio higher than 1.2 indicated an association more frequent than expected by chance, and a ratio lower than 0.8 an association less frequent than expected by chance (Chan et al. 2006)

2.4 Landscape parameters

A 100 ha window moving every 200m (longitudinally) and 500m (latitudinally) was used to calculate the average ecosystem properties on subareas of the landscape (Latterra 2012). On each window we calculated three spatial indices: mean plot area, mean shape complexity index, and Simpson's diversity index, and three geographic indices: average slope, average distance to river, and percentage of ploughed areas (including crops and sown grasslands), as well as the dominant grassland type. We preferred the percentage of all ploughed areas to the percentage of crops considered as an indicator of an intensification of landscape management correlated to landscape heterogeneity (Tscharntke et al. 2005, 2012, Latterra et al. 2012). Indeed, our study site counted only 2% of crops but 16% of ploughed grasslands. We tested the relation between landscape heterogeneity and the percentage of ploughed area.

Shape complexity was calculated as $\frac{0.25P}{\sqrt{A}}$, with P, the plot perimeter, and A the plot surface area (Forman and Godron 1986); Simpson's diversity index was calculated using the relative area of grassland types in window. The distance to river was calculated using euclidean distance between plots polygons and a river linear layer (BD TOPO®, IGN 2009).

The connectivity to permanent grasslands, to all grasslands (including sown grasslands), to forest and to wetlands were calculated within 100m, 250m, 500m and 1000m buffer zones around the 36 sampled plots on which species richness had been measured. Connectivity was defined

following Linkborg and Erikson (2004) as $\sum \exp(d_j)A_j$:, where A_j is the area of the j^{th} suitable habitat located at a distance d_j from the target site. We then tested if the inclusion of connectivity to forest, and to wetlands enhanced the *LU alone* models.

2.5 Effects of landscape parameters on EP variation at landscape scale

The joint variations of the mean 6 ecosystem properties across landscape windows were modeled using a redundancy analysis (RDA) with spatial and geographic indices as explanatory variables. To select significant explanatory variables, we ran a forward selection using Redundancy Analyses (RDA) with spatial and geographic index as explanatory variables and ecosystem properties as response variables. We applied the two-criteria procedure proposed by Blanchet *et al.* (2008) to limit the problems of classical forward selections. Inflated Type I error was avoided by forward selecting only models for which a global test where all explanatory variables was significant. The overestimation of the amount of variance explained was avoided by introducing an additional stopping criterion in that the adjusted coefficient of multiple determination (R^2 adj) of the model could not exceed the R^2 adj obtained when using all potential explanatory variables. The variables that fulfilled both stopping criteria were identified as the significant traits, soil or use variables influencing the ecosystems properties. RDA analyses were performed in R version 2.15.1 using the library 'vegan' 2.0.5 (Oksanen et al. 2008).

We reiterated these analysis using 200ha, 500ha and 900ha windows mowing every 50m, 100m and 250m longitudinally and latitudinally. The results obtained from the RDA using a 100ha window and correlations between ecosystem properties and spatial indices showed consistent trends among various sizes of window. We present hereafter the results obtained with 100ha windows.

Tuckey post-hoc analyses were run using the package *agricolae* (de Mendiburu, 2013)

2.6 Bundles of ecosystem properties

Lastly cluster analysis was used to identify groups of windows with similar sets f values for the six ecosystem properties on the first two axes of RDA, *i.e.* bundles of ecosystem properties. Clusters were identified and analyzed using cluster analysis by K-means in R with the *akmeans* package (Jungsuk Kwac 2013), with a threshold so 0.3 to decide on the appropriateness of the number of groups. The number of groups is considered appropriate if for all components of each cluster $|\text{sample-assigned center}| < 0.3$.

The number of iterations in the K-means procedure was set at 1000 to ensure a global minimum of variance. Provision of ecosystem services by bundles was visualized using starplots in R statistical software (R Core Team, 2013).

3 Results

3.1 *Distribution of grassland types in the landscape*

The landscape was dominated by intensive and intermediate mown grasslands (55%), followed by intensive pastures (23%), and extensive mown and pastured grasslands (14%) (**Table 1**). Overall, mown grasslands represented 1.75 times the area of pastures (59% vs 34%) Wetlands and crops were minor land uses and covered less than 5% of the landscape.

Overall, mown grasslands and ploughed areas tend to be clustered near farms and on flat areas. Indeed, 60% of the neighbors of type M1 grasslands were intensive (M1, M2) or intermediate (M3, M4) mown grasslands (**table 2 neighbours**). Intensive pastures for dairy cows (P1), which must be in the vicinity of milking equipment, were adjacent to mown grasslands (M1-M5) for 13% to 17% of the grasslands. Wetlands and ploughed grasslands were both mainly adjacent to mown (M1 to M6) grasslands (52%) or intensive pastures (P1) (13% and 19% resp.), and rarely to intermediate (P2) to and extensive pastures (P5) (6%). Finally, M1 to M4 mown grasslands were located on flatter areas (slope <7%), as did ploughed fields and wet meadows, whereas intermediate to extensive pastures (P1 to P5) were located on steeper land (slope ~10%) (**Figure 1**). Overall, extensive pastures and mown grasslands were located further from secondary roads than more intensive ones (80m vs 50m beeline distance, the landscape being crisscrossed by secondary roads with at max 500m beeline distance between two roads).

The whole plateau showed a moderate level of homogeneity (Simpson's index = 0.62), an average plot shape slightly more complex than a square (mean shape complexity = 1.24 ± 0.27). Average distance to river was 131 (± 200) m.

	M1	M2	M3	M4	M5	M6	P1	P2	P3	P4	P5	P6	P7	Crops	ZH
Proportion	16.2	1.2	19.5	18.5	1.6	1.6	19.9	0.7	0.4	0.2	7.7	1.1	0.3	1.4	2.2
Samples	11	0	5	5	4	1	11	0	0	0	0	0	0	0	0

Table 1: Proportion of grassland types areas on the plateau

Grassland types : M1-6 - mown grasslands with decreasing intensity of use; P1-7 - pastured grasslands with decreasing intensity of use; ZH – wet meadows

	Proportion of grassland types in the close neighborhood																	
	Alp	M1	M2	M3	M4	M5	M6	P1	P2	P3	P4	P5	P6	P7	ZH	Crops	NA's	tot
Alp	75	0	0	0	19	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	100
M1	0	22	2	23	15	1	1	17	1	1	0	6	1	1	5	1	3	100
M2	0	17	6	5	39	2	1	18	1	0	0	5	2	0	5	0	0	100
M3	0	18	0	32	14	3	1	16	1	1	0	5	1	0	4	1	2	100
M4	0	14	4	16	31	1	3	13	2	0	1	3	0	1	7	2	2	100
M5	0	11	1	27	11	9	1	18	0	1	0	10	4	0	2	1	1	100
M6	0	6	1	15	30	2	10	8	1	0	0	11	2	1	12	2	0	100
P1	0	13	1	16	11	2	1	34	2	1	0	10	1	1	4	1	1	100
P2	0	8	1	11	17	0	1	26	16	1	2	7	4	5	2	0	0	100
P3	0	17	0	13	7	3	0	25	1	11	0	17	0	0	7	0	0	100
P4	0	9	0	0	43	0	0	17	9	0	0	0	17	0	4	0	0	100
P5	0	12	1	14	6	3	3	27	1	3	0	24	2	2	2	1	0	100
P6	0	11	2	13	6	7	2	20	4	0	4	9	13	1	2	2	1	100
P7	0	15	0	10	13	0	2	17	10	0	0	15	2	12	4	0	0	100
ZH	0	14	1	16	22	1	4	13	1	1	0	3	1	1	20	0	2	100
crops	0	14	0	17	20	2	3	19	0	0	0	7	2	0	0	12	2	100

Table 2: Proportion of grasslands types in the close (50m) surroundings of grasslands

Grassland types : Alp- summer grasslands and slopes; M1-6 - mown grasslands with decreasing intensity of use; P1-7 - pastured grasslands with decreasing intensity of use; ZH – wet meadows; others- non identified

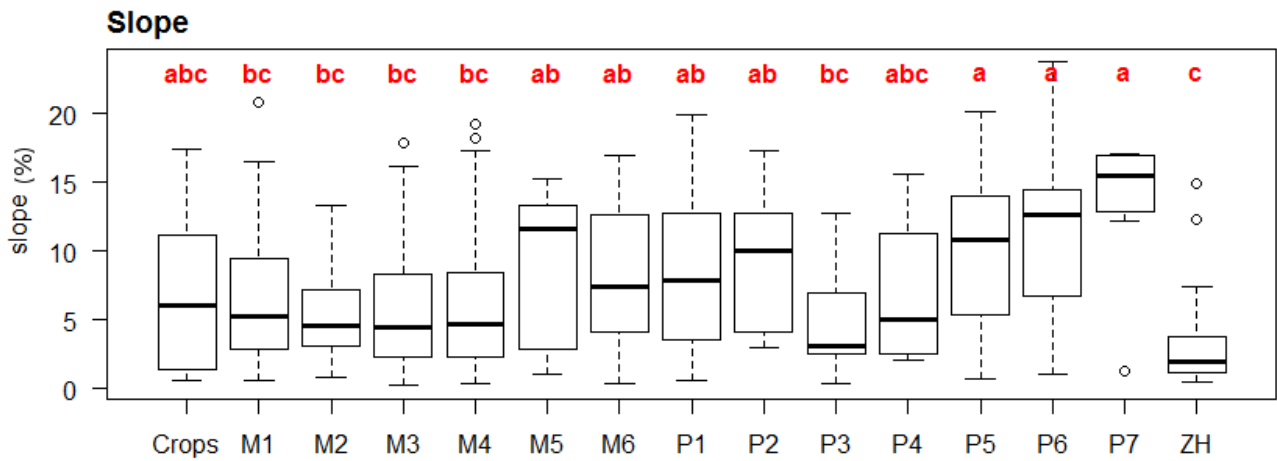


Figure 1: Slope on grassland types

Grassland types : M1-6 - mown grasslands with decreasing intensity of use; P1-7 - pastured grasslands with decreasing intensity of use; ZH – wet meadows; NA's – unclassified

3.2 Landscape complexity indices

The percentage of ploughed land within each window was weakly but significantly negatively correlated with plots shape complexity ($R=-0.18^{**}$), and with within window heterogeneity of grassland types (Simpson's index, $R=0.28^{***}$). It also significantly reduced the variation coefficient of species richness within windows ($R= -0.40^{***}$).

3.3 Modeling ecosystem properties

LU alone models explained overall less variations of EP than *LU + traits + abiotic* models (**Table 3**). Only green biomass (AGB) was not better predicted with the inclusion of traits or abiotic parameters into the *LU* model, which only explained 18% of AGB variations. The five other EP were better predicted by models including abiotic factors and /or traits than *LU* alone: SR, soil C, digestibility (DIG), and BFR were best predicted by *traits + abiotic* models, while SOM was best predicted by the *LU + traits + abiotics* model. Lastly, Soil C was better predicted by better predicted by plot slope, a parameter available across the whole landscape (as opposed to soil or trait parameters measured only for sampled plots) than land use alone, increasing the explained variation increased from 0 to 14%.The inclusion of traits, abiotic parameters and date of use increased the variations explained by *LU alone* models from 36% to 75% (SR), from 0% to 65% (soil C), from 31% to 53% (BFR), from 8% to 70% (SOM), and from 11% to 29% (DIG) of total variation (**Table 3**). The *slope* model still explained 4.5 times less soil C variations than the *traits + abiotic* model.

EP	Model	AIC	R ² adj	d.f	model
AGB	LU	3	0,18	4	LU
	Traits + abiotic	4	0,11	1	VegH
	LU + Traits + abiotic	3	0,18	4	LU
Dig	LU	141	0,11	4	LU
	Traits + abiotic	131	0,29	2	DateUse+ LDMC
	LU + Traits + abiotic	134	0,28	5	LU + DateUse
SoilC	LU	-91	-0,06	4	LU
	Traits + abiotic	-130	0,65	5	slope + PCA1 + PCA2 + DiffH + DateUse
	LU + Traits + abiotic	-127	0,65	8	LU + PCA2 + DiffH + PCA1 + pente
SOM	LU	106	0,08	4	LU
	Traits + abiotic	89	0,43	3	PCA1 + PCA2 + LNC
	LU + Traits + abiotic	70	0,70	8	LU + PCA2 + PCA1 + late_sp + early_sp
SR	LU	139	0,36	4	LU
	Traits + abiotic	108	0,75	7	C:N + PCA1 + exploitatives + slope + PCA3 + VegH + early_sp
	LU + Traits + abiotic	123	0,60	5	LU + PCA1
B:F	LU	-107	0,31	4	LU
	Traits + abiotic	-120	0,53	5	VegH + DateUse + LCC + slope + conservatives
	LU + Traits + abiotic	-118	0,52	7	LU + LCC + VegH + slope

Table 3: Comparison of *land use* alone models to models including traits and abiotic variables

AIC- Aikike's index criterion; R²adj- adjusted R²; d.f.- degree of freedom of residuals;

Ecosystem properties: AGB- Above-ground green biomass; B:F – bacteria:fungi ratio; Dig- digestibility; Soil C- soil carbon content; SOM- Soil organic matter; SR- species richness.

Explanatory variables: LU- land use (here grassland types); VegH- vegetation height; C:N – leaf C:N ratio; LCC – leaf carbon content; LDMC – leaf dry matter content; soil-PCA – axis of soil PCA; LNC – leaf nitrogen content; DateUse – date of first mowing or pasturing; exploitatives – exploitative species; conservatives – conservative species; early_sp- early species flowering species; late_sp – late flowering species;

Green biomass, predicted by *LU*, was highest in intensively managed grasslands types (M1 and P1), and decreased gradually from M2 to M3 and M5 (**figure 2**). Digestibility, best predicted by date of use and mean community LDMC, was significantly lower in M5 and M6 grasslands. Soil carbon, predicted by slope, the first and second axes of soil PCA, and the date of use, was higher in clay soils. Soil organic matter, predicted by land use, the first two axes of the soil PCA and the abundance of both late and early flowering grass species, was highest in the most extensive mown grasslands (M6). Species richness, best predicted by slope, mean community traitsleaf C:N ratio and VegH, abundance of productive grass species, and of early flowering grass species, and the first and

third axes of the soil PCA, increased, from type M1 to types M6 and P1. The bacteria:fungi ratio, best predicted by date of use, slope, mean community traits VegH and LCC and abundance of conservative grass species, showed a decreasing pattern from intensive mown (M1) grasslands to intermediate (M3, M4) and extensive mown grasslands (M5, M6).

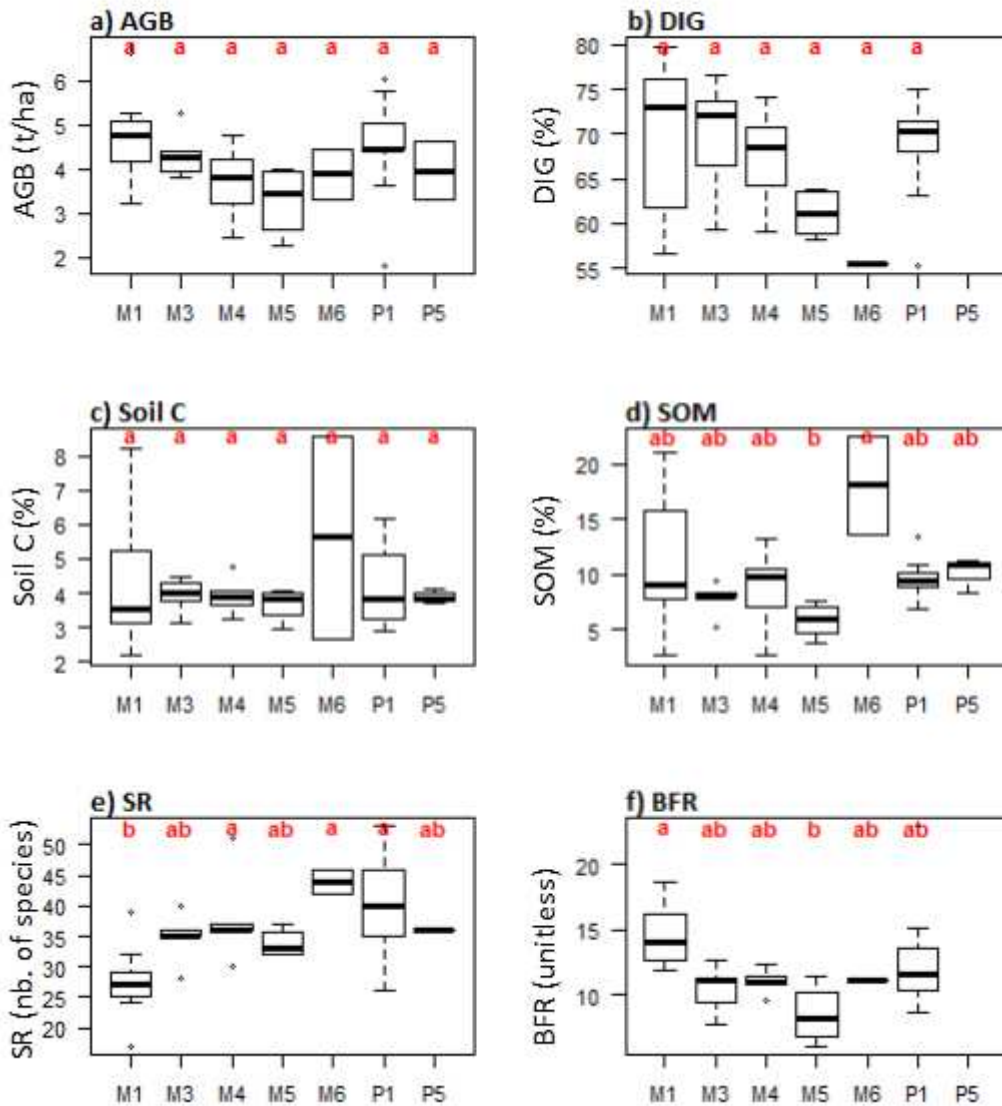


Figure 2: Ecosystem properties values on sampled plots, sorted by grassland types

Ecosystem properties: AGB- Above-ground green biomass (t/ha); B:F – bacteria:fungi ratio (unitless); Dig- digestibility (%); Soil C- soil carbon content (%); SOM- Soil organic matter (%); SR- species richness (number of species).

Grassland types: M1-6 - mown grasslands with decreasing intensity of use; P1-7 - pastured grasslands with decreasing intensity of use; ZH – wet meadows; NA's – unclassified

3.4 Landscape average values of ecosystem properties

The star diagram of ecosystem properties averaged across the whole plateau (**Figure 3**) suggested that overall the six ecosystem properties were rather balanced rather than showing strong trade-offs. Soil C, DIG, and SR were highest, while SOM and BFR, both properties associated with soil nutrients, were close to median levels.

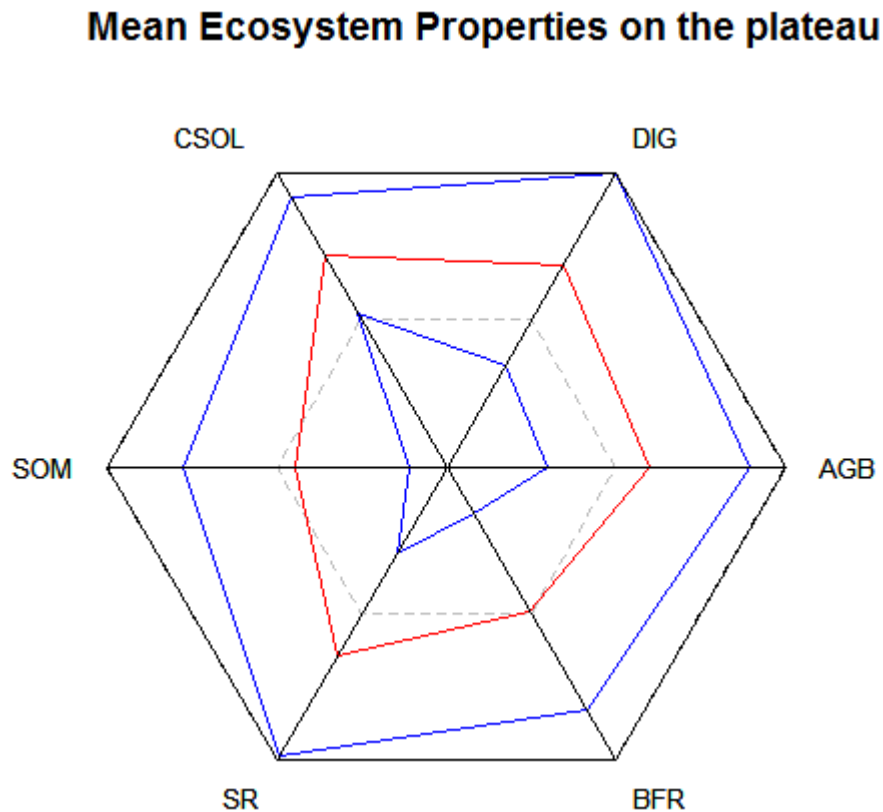


Figure 3: Average bundle of ecosystem properties on the plateau (in the landscape)

Mean standardized ecosystem properties values in red, standard deviation confident interval in blue. EP: AGB- Above-ground green biomass; BFR – bacteria:fungi ratio; Dig- digestibility; Soil C- soil carbon content; SOM- Soil organic matter: SR- species richness.

1. Hotspots

We found low levels of hotspots and coldspots: the hotspots (resp. coldspots) only showed up to 3 (very rare) or 2 individual EP with particularly high values (resp. low values). More than one third of all grasslands were neither associated with coldspots nor hotspots. One third was associated with low levels of coldspots, and 45% were associated with low levels of hotspots. Grasslands types M2,

M3, M5 and M6 were less frequently associated with hotspots than expected by chance and more frequently associated with coldspots (**Figure 4, panel C and D**). Grassland types P4, P5, P6 and P7 were more frequently associated with hotspots than expected by chance. It is interesting that the low levels of hotspots and coldspots could overlap: type M1 grasslands were more frequently found on both low levels of coldspots and hotspots than expected by chance (**Figure 4, panel C and D**).

The variations of cold- and hotspots levels could not be explained by any RDA models using spatial and geographical variables as explanatory variables, suggesting no significant spatial pattern of cold and hotspots (**Figure 4**).

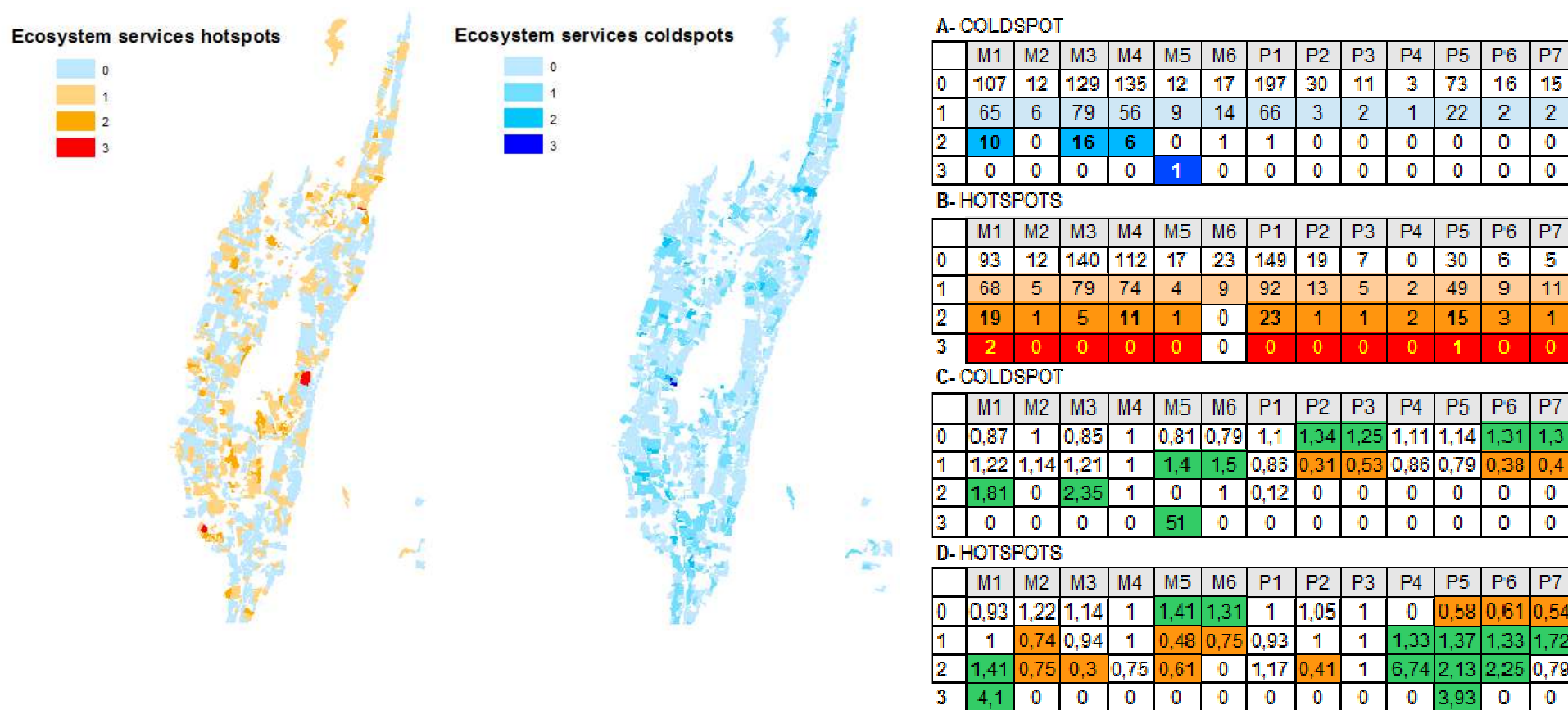


Figure 4: Ecosystem services hotspots and coldspots,; distribution of grasslands types in coldspots (A, C) and hotspots (B, D)

The map on the right and table A and C shows the coldspots as the sum of spots with low individual EP values (GiZscore < -1,96).

The map on the left and table B and D shows the hotspots as the sum of spots with high individual EP values (GiZscore > 1,96).

Tables A and B : number of plots counted in each level of cold- and hotspots; C and D :

proportion of grassland types divided by the proportion of grassland types in the territory for each level of cold- and hotspots.

2. Influence of the landscape neighborhood on species richness

The inclusion of connectivity to forest did not enhance the models of grassland species richness by land use in the 36 sampled plots. Neither did the inclusion of connectivity to permanent grasslands or sown grasslands. The connectivity to forest was significantly correlated to grassland species richness, but this correlation was explained by the effect of grassland types on species richness: high levels of connectivity to forest were mostly found in intermediate and extensive mown grasslands (M4-M6). Lastly, the inclusion of the distance to river did not enhance LU alone model of grassland species richness.

3. Response of ecosystem properties to landscape parameters

The variations of ecosystem properties in the moving window were significantly explained by spatial and geographical variables (RDA model, $N_{perm} = 10000$, $p < 0.001$). The geographical model explained 30% of ecosystem properties variations, distributed on two main axes which represented 66% and 25% of the total inertia respectively. The first axis opposed species richness to hay digestibility and to soil C. This first axis was negatively correlated to mean slope and positively correlated to the percentage of ploughed land and to the heterogeneity of grassland types in windows (Simpson's index) (**Figure 5 panel A, Table 4, panel B**). As a result windows dominated by intensive mown grasslands with higher digestibility and lower mean species richness, located in flatter and more heterogeneous areas where ploughing was more prominent, were contrasted with windows dominated by extensive pastures with higher species richness and lower digestibility on steeper slopes with less diverse grassland types (**Figure 5, panel B; see also Appendices S1 & S2**).

A)

Pearson's correlation		AGB	DIG	CSOL	SOM	SR	TMB	BFR
RDA1	estimate	0,39	0,77	0,41	0,15	-0,90	0,41	0,31
	p.value	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00
RDA2	estimate	-0,18	0,46	0,29	-0,66	0,58	-0,12	0,07
	p.value	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,21

B)

Pearson's correlation		X	Y	Slope	D(river)	% plghed	Shape Area	Shape Complex	Simpson
RDA1	estimate	0,05	0,17	-0,42	0,08	0,41	-0,14	-0,16	0,33
	p.value	0,34	0,00	0,00	0,18	0,00	0,01	0,00	0,00
RDA2	estimate	0,16	0,12	-0,31	-0,01	-0,26	0,03	-0,17	-0,19
	p.value	0,00	0,04	0,00	0,84	0,00	0,61	0,00	0,00

Table 4: RDA first and second axes

A) correlations of axes 1 and 2 to EP; B) correlations of axis 1 and 2 to geographic parameters

Ecosystem properties: AGB- Above-ground green biomass; BFR – bacteria:fungi ratio; Dig- digestibility; Soil C- soil carbon content; SOM- Soil organic matter; SR- species richness.

Geographic parameters : X - latitude; Y- longitude; D(river)- mean euclidean distance to nearest river; %plghd- percentage of ploughed area in window; Shape area- mean grasslands area in windows; Shape complex- mean shape complexity index in windows; Simpson- mean Simpson's index of grassland types in windows.

A-

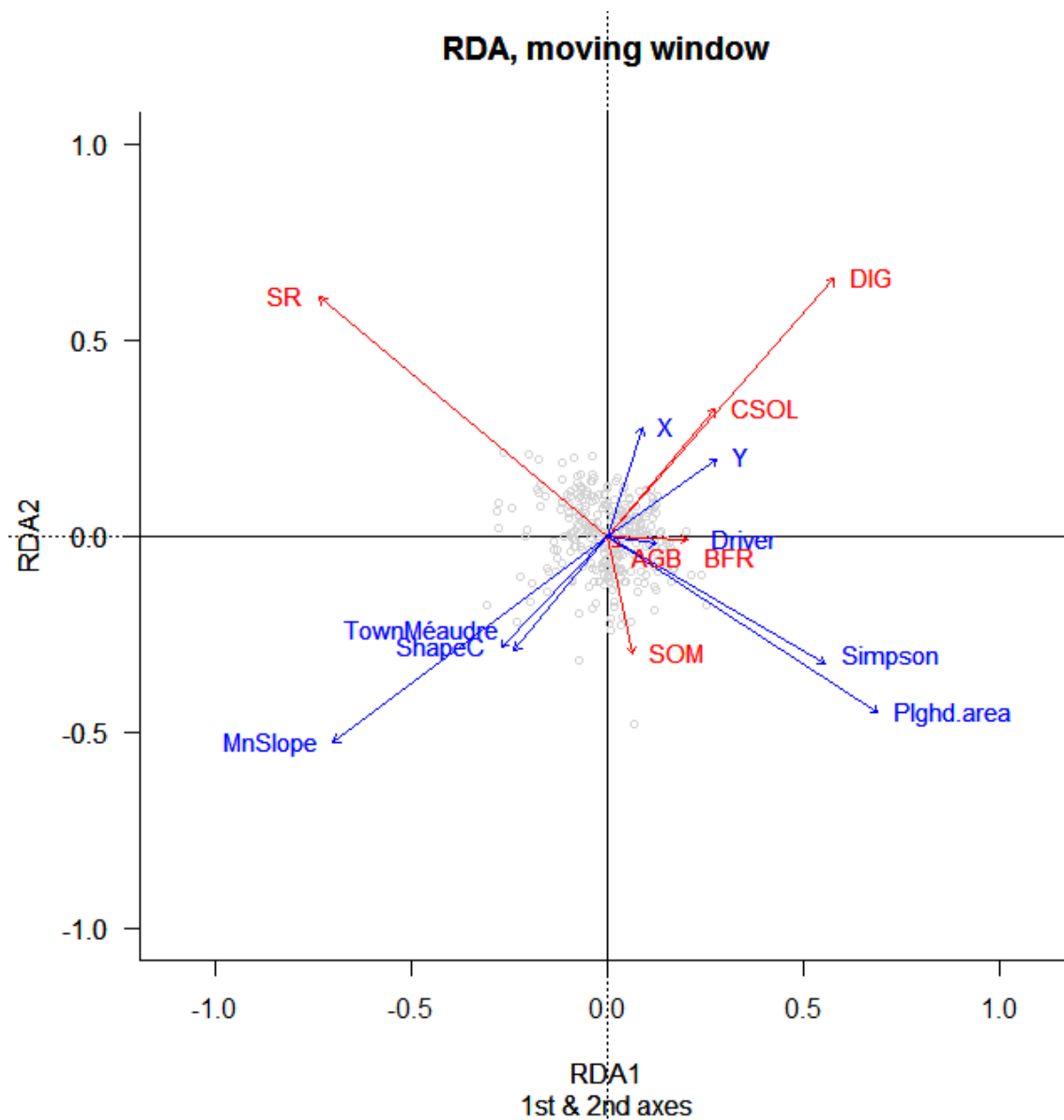


Figure 5: Distribution of mean ecosystem properties in RDA space

A- position of EP and spatial index in RDA space;

EP: AGB- Above-ground green biomass; BFR – bacteria:fungi ratio; Dig- digestibility; Soil C- soil carbon content; SOM- Soil organic matter: SR- species richness.

Spatial indices: X- latitude; Y- longitude; Driver – mean euclidean distance to nearest river; MnSlope – Mean slope in window; Plghd.area – proportion of ploughed areas in window (crops + temporary grasslands (type M1)); ShapeC – shape complexity; Simpson – diversity of grassland types in window; TownMéandre – location on Meandre territory ({0,1})

B-

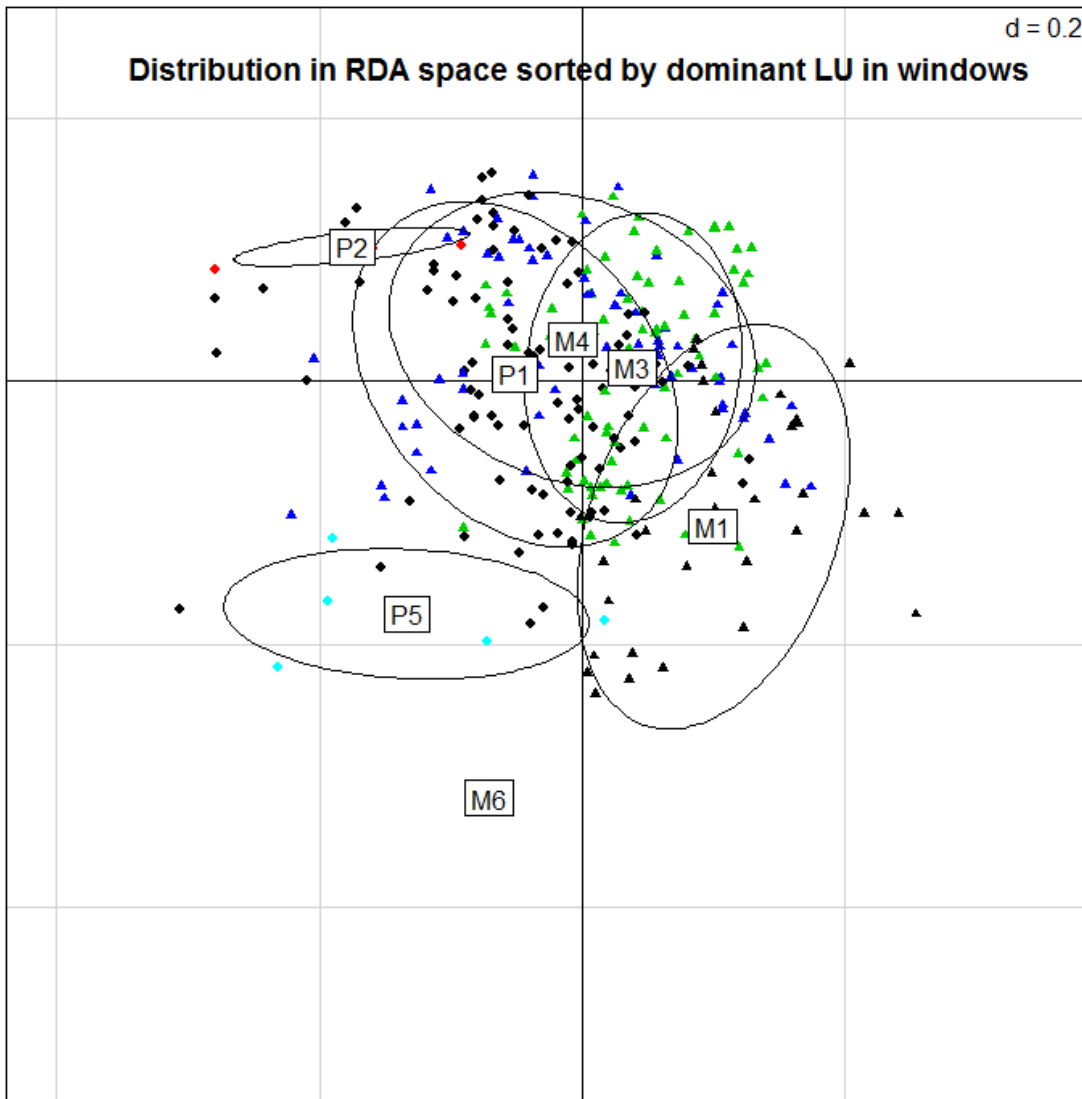


Figure 5: Distribution of mean ecosystem properties in RDA space

A- position of EP and spatial index in RDA space; B- groups of dominant grassland types in moving windows

Grassland types : M1-6 - mown grasslands with decreasing intensity of use; P1-7 - pastured grasslands with decreasing intensity of use; ZH – wet meadows; NA's – unclassified

4 Bundles of ecosystem properties

The k-means procedure selected 5 groups of landscape windows (**Figure 6**). Bundles A and C showed the highest levels of species richness, bundles B the highest levels of digestibility, bundles B, E and D the highest levels of above-ground biomass. Bundles significantly differed in mean slope with a gradient from flat plots in bundle B, moderately steep plots in bundles A, C, E, and steeper plots in bundles D (Tukey. PostHOC). They also differed in percentage of ploughed areas and heterogeneity, with a gradient from more heterogeneous windows with low levels of ploughed areas in bundles A and C to more homogeneous sub-regions with higher levels of ploughed areas in bundles B, D and E (**Figure 7**).

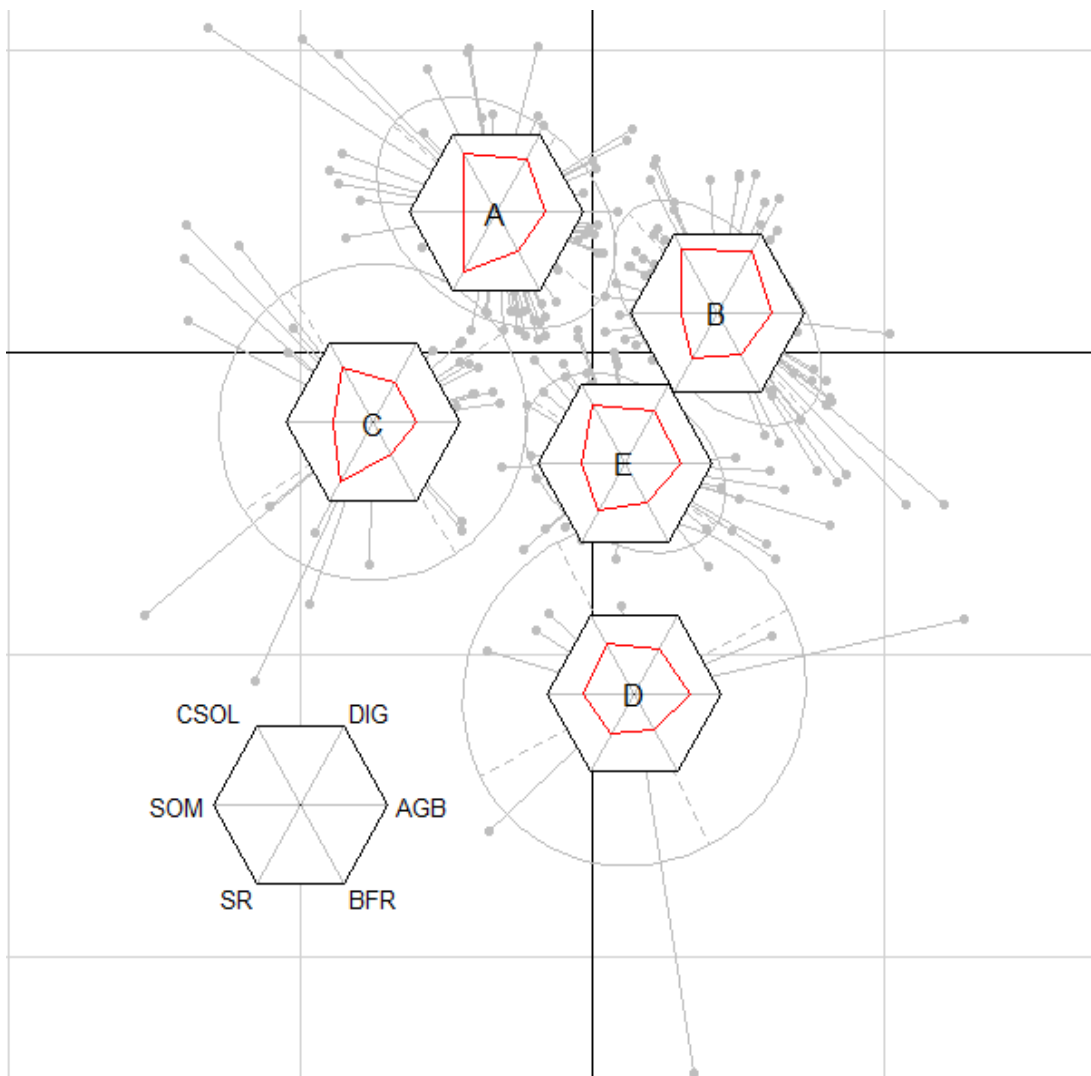


Figure 6: Bundles of ecosystem properties in landscape

Bundled by k-means.

EP: AGB- Above-ground green biomass; BFR – bacteria:fungi ratio; CSOL- soil carbon content; Dig- digestibility; SOM- Soil organic matter; SR- species richness.

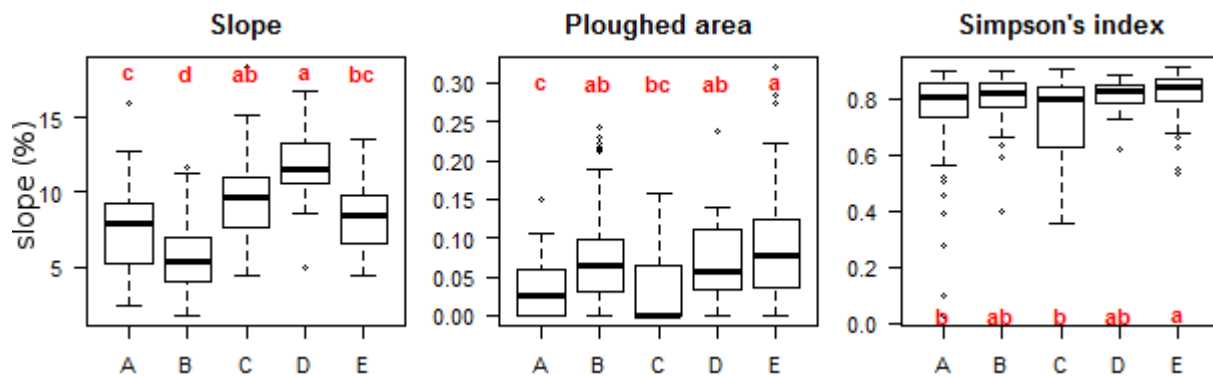


Figure 7: Differences in geographic indices between bundles of ecosystem properties

Slope – mean plot slope in window (%); *Ploughed area* : proportion of ploughed area in window ([0-1]); *Simpson's index* – Simpson's index on grassland types in window ([0-1]).

5 Discussion

5.1 *Limits of the study*

More subtle patterns of EP variation in relation to soils and to other possible factors determining traits (*e.g.* finer management differences within LU types) were not captured by landscape models due to lack of extensive landscape-scale information. This amounted to 7 – 50 % variance in EP (voir résultats), and propagated to uncertainty in the mapping of EP (Eigenbrod et al. 2010). Some landscape effects, especially on plant diversity, may have been lost with such an approach.

We were not able to incorporate landscape and management history into our analyses either, in spite of their potential effects on taxonomic and functional diversity (Reitalu et al. 2010, Vandewalle et al. 2013), and thereby on ecosystem services. While open landscape areas including grasslands and crops have had only minimal change apart from loss to urbanization and a small amount of woody encroachment at forest edges since the 1950's (Lasseur 2012, Sheeren et al. 2013), practices within individual grasslands have undoubtedly varied over time, introducing unknown variance between grasslands within a given LU type, as well as potential response lags within individual grasslands.

5.2 *Intensity of management was not associated with higher land complexity*

Windows dominated by intensive mown grasslands (*i.e.* more ploughing) were located in flatter and more heterogeneous areas have higher digestibility and lower (grassland-scale) mean species richness. Although these windows were more heterogeneous when considering specific LU types (mix of different mown grassland types – according to LU patterns description), these areas are overall quite intensive and therefore associated with those properties characteristic of classic intensification.

In contrast windows dominated by extensive pastures were located on steeper slopes with less diverse grassland types (but greater shape complexity, especially types P5 and P7) and showed higher species richness and lower digestibility. So continuous extensive pasture areas appeared more favourable to diversity as a result of management plus possibly habitat / patch size. This positive effect of extensive management of pastures on species richness is consistent with cases documented in the literature (Leroux et al. 2008).

Our results suggest that in this semi-natural grasslands dominated landscape, ploughing practices associated with sown grasslands rather than crops do not lead to more homogeneous landscapes as observed in crop dominated landscape (Laterra et al. 2012, Tschardt et al. 2012).

We cannot tell whether this reflect the modest level of prevalence of sown grasslands (16%) in the landscape, or a less harmful effect of this land use than that of annual crops.

5.3 Increasing complexity was not associated with stronger trade-off between provisioning and plant species diversity

The intensity of management on the plateau was moderate overall, as the proportion of ploughed area ranged from 0 to 32% across landscape windows. With less than 20% of the whole landscape dedicated to ploughed areas, our study site clearly belongs to the rather extensive end of the whole spectrum of agricultural intensification (Tscharntke et al. 2005, Smith et al. 2013), and would correspond to highly complex landscape in Tscharntke et al.'s (2012) review, where landscapes are considered complex when the proportion of non-crop area exceeds 20%. In such landscapes, biodiversity is considered high everywhere and field-scale management towards conservation (*e.g.* organic farming) is expected to have little efficiency (Tscharntke et al. 2012). Our distinction between grasslands revealed however relatively large variations in plant species richness (17 – 53 species) within permanent grasslands and nuances the idea that in landscapes dominated by moderate management, biodiversity and ecosystem services are high everywhere.

To tease out the effects of landscape composition and complexity, we compared the portion of species richness variance explained by the dominant land use in landscape windows in combination with either the percentage of ploughed area in or with the heterogeneity of land use in that window, and the variance explained by these individual parameters. The total variance explained by the alternative combinations was similar (45%), with 35% explained by landscape composition alone. However the proportion of variance explained by the combination of composition and complexity parameter increased from 4% when selecting Simpson's heterogeneity as a proxy for complexity, to 12% when the percentage of ploughed area was chosen instead. This confirmed as mentioned above that the percentage of ploughed area (mostly under sown pastures) may not be an adequate indicator of landscape complexity in a landscape dominated by permanent grasslands, as it does not effectively discriminate complexity from configuration.

The hotspot analysis confirmed that the landscape was not characterized by strong contrasts in ecosystem services values, but show rather balanced distribution of ecosystem services. Moreover, the low contrasts detected were dispersed through the landscape and did not respond to geographical patterns (**Figure 4**). The analysis nevertheless confirmed the trade-off of ecosystem services provided by M1 type grasslands as this grassland types could be associated simultaneously to low levels of cold- or hotspots. Finally, the hotspots analysis suggested a marked but small effect

of mowing vs pastures in the participation of grasslands to cold- and hotspots with the chosen set of ecosystem properties.

5.4 Relevance of chosen ecosystem services for landscape-scale analysis

Laterra et al. (2012) interpreted the dependence of ecosystem services on landscape composition and configuration as an indication that ES delivery is an emergent property of the landscape level. They selected both ecosystem services relevant at plot scale (crop and animal production, soil sequestration) and at landscape scale (attenuation of flooding impact, maintenance of clean water bodies). In our study, all the ecosystem properties that we quantified were relevant at grassland scale and we did therefore not expect them to be emergent properties of the landscape. The associations between ecosystem properties and landscape configuration and complexity presented here may thus rather reflect the geographic factors that have structured human activities and associated land use and thereby ecosystem services in specific areas of the landscape (**Appendix 3 Map of bundles**, supplementary materials, Raudsepp-Hearne, 2010). In this sense, further exploration of the functions allocated to grasslands – which encompass the organization of farming activities within geographic constraints, and their overlap with the bundles detected here may be of interest.

5.5 No influence of connectivity to natural habitat for intra-type variations of species richness

Mitchell et al. (2013) reviewed effects of landscape connectivity on pollination and pest regulation. Both ecosystem services share links to landscape ecology. However, the ecosystem services studied here did not depend directly on landscape connectivity. Therefore we only tested the effects of connectivity to various habitats on measured species richness in sampled plots. Indeed, (i) we had no theoretical support for hypothesizing that connectivity would directly impact the ecosystem services, and (ii) we assumed that the indirect impacts of connectivity on ecosystem services are mediated by species richness. There is strong evidence in literature that more diverse permanent grasslands may support higher levels of productivity (Cardinale et al. 2009). We found no effect of the connectivity to the selected habitats on species richness when controlling for land use effect, suggesting that grassland management is the primary factor determining biodiversity and ecosystem services in this permanent grasslands dominated system (Reitalu, 2010, Vandewalle et al. 2013). It should be noted however that our plot sampling was not initially designed to test this association. Nevertheless, the fact that we found a positive association between connectivity to forest and species richness that was removed when controlling for land use warned us on the possible

misinterpretation of such associations, which described more a pattern of distribution of land use in the landscape than an effect of connectivity. A finer analysis of the effect on diversity of connectivity to various habitats may focus on species associated with those habitats (forest edge, wetlands) and test their presence on sampled plots.

6 Acknowledgements

We thank dearly Maud Mouchet and Laure Gallien for the valuable input concerning statistical analyses; many thanks to Julien Renaud, J  r  mie Lefebvre and R  mi Lasseur for significant input concerning GIS analyses.

This study was funded by ANR SYSTERRA-MOUE and a Ministerial PhD fund, and acknowledges no conflict of interest.

7 References

- Ansquer, P., Al Haj Khaled, R., Cruz, P., Theau, J.-P., Therond, O., & Duru, M. (2009). Characterizing and predicting plant phenology in species-rich grasslands. *Grass and Forage Science*, 34, 57–70.
- Balvanera P., Daily G. C., Ehrlich P. R., Ricketts T. H., Bailey S. A., Kark S., Kremen C., Pereira H. (2001) Conserving Biodiversity and Ecosystem Services. *Science*, 291, (5511) 2047.
- Bardgett, R. D., P. J. Hobbs, and A. Frostegard. (1996). Changes in soil fungal:bacterial biomass ratios following reductions in the intensity of management of an upland grassland. *Biology And Fertility Of Soils* 22,261-264.
- Bastian, O., Haase, D., & Grunewald, K. (2012). Ecosystem properties , potentials and services – The EPPS conceptual framework and an urban application example. *Ecological Indicators*, 21, 7–16.

- Bennett, E. M., Peterson, G. D., & Gordon, L. J. (2009). Understanding relationships among multiple ecosystem services. *Ecology letters*, 12, 1–11.
- Blanchet, F. G., P. Legendre, and D. Borcard. (2008). Forward selection of explanatory variables. *Ecology* 89,2623-2632.
- Cardinale B. J., Srivastava D. S., Duffy J. E., Wright J. P., Downing A. L., Sankaran M., Jouseau C., Cadotte M. W., Carroll I. T., Weis J. J., Hector A. & Loreau M. (2009) Effects of biodiversity on the functioning of ecosystems: a summary of 164 experimental manipulations of species richness. *Ecology* 90, 854-855.
- Chan, Kai MA, et al. (2006). Conservation planning for ecosystem services. *PLoS biology*, 4,11, e379.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., ter Steege, H., Morgan, H.D., van der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G. & Poorter, H. (2003). Handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335-380.
- Costanza, R., D'Arge, R., de Groot, R. S., Farber, S. C., Grasso, M., Hannon, B., ... van der Belt, M. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387, 253–260.
- Crossman, N. D., Burkhard, B., Nedkov, S., Willemen, L., Petz, K., Palomo, I., ... Maes, J. (2013). A blueprint for mapping and modelling ecosystem services. *Ecosystem Services*, 4, 4–14.
- Cruz, P., De Quadros F.L.F., Theau J.-P., Frizzo A., Jouany C., Duru M., and Carvalho P.C.F. (2010) Leaf Traits as Functional Descriptors of the Intensity of Continuous Grazing in Native Grasslands in the South of Brazil. *Rangeland Ecology & Management*, 63, 350-358.
- de Groot, R., Fisher, B., Christie, M., Aronson, J., Braat, L., Haines-Young, R., ... Shmelev, S. (2009). The Economics of Ecosystems and Biodiversity : The Ecological and Economic Foundations (TEEB D0) Integrating the ecological and economic dimensions in biodiversity and ecosystem service valuation.
- de Mendiburu F. (2013). *Agricolae: Statistical Procedures for Agricultural Research*. R package version 1.1-4. <http://CRAN.R-project.org/package=agricolae>
- Di Sabatino, A., Coscieme, L., Vignini, P., & Cicolani, B. (2013). Scale and ecological dependence of ecosystem services evaluation : Spatial extension and economic value of freshwater ecosystems in Italy. *Ecological Indicators*, 32, 259–263.

- Duru M, Lemaire G, Cruz P. (1997). The nitrogen requirement of major agricultural crops. Grasslands. In: Lemaire G, ed. *Diagnosis of the Nitrogen Status in Crops*. Heidelberg: Springer-Verlag, 59–72.
- Egoh, B., Reyers, B., Rouget, M., Richardson, D. M., Le Maitre, D. C., & Van Jaarsveld, A. S. (2008). Mapping ecosystem services for planning and management. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 127, 135–140.
- Eigenbrod, F., Armsworth, P. R., Anderson, B. J., Heinemeyer, A., Gillings, S., Roy, D. B., ... Gaston, K. J. (2010). The impact of proxy-based methods on mapping the distribution of ecosystem services. *Journal of Applied Ecology*, 47, 377–385.
- Engler, R., Randin, C.F., Thuiller, W., Dullinger, S., Zimmermann, N.E., Araújo, M.B., Pearman, P.B., Le Lay, G., Piedallu, C., Albert, C.H., Choler, P., Coldea, G., De Lamo, X., Dirnböck, T., Gégout, J.-C., Gómez-García, D., Grytnes, J.-A., Heegaard, E., Høistad, F., Nogués-Bravo, D., Normand, S., Puşcaş, M., Sebastià, M.-T., Stanisci, A., Theurillat, J.-P., Trivedi, M.R., Vittoz, P. & Guisan, A. (2011) 21st century climate change threatens mountain flora unequally across Europe. *Global Change Biology*, 17, 2330-2341.
- Fahrig, L. (2002). Effect Of Habitat Fragmentation On The Extinction Threshold: A Synthesis. *Ecological applications*, 12(2), 346–353.
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F. G., Crist, T. O., Fuller, R. J., ... Martin, J.-L. (2011). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology letters*, 14, 101–12.
- Fisher, B., Turner, R. K., & Morling, P. (2009). Defining and classifying ecosystem services for decision making. *Ecological Economics*, 68, 643–653.
- Forman, R. T. T., & Godron. M. (1986). *Landscape Ecology*. John Wiley & Sons, New York. 619 pp.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C. & Toussaint, J.-P. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85, 2630–2637.
- Garnier, E., Lavorel, S., Ansquer, P., Castro, H., Cruz, P., Dolezal, J. et al. (2007). A standardized methodology to assess the effects of land use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands. *Annals of Botany*, 99, 967–985.

- GIS Alpes du Nord. (2002). Les prairies de fauche et de pâture des Alpes du Nord. Fiches techniques pour le diagnostic et la conduite des prairies. Groupement d'intérêt scientifique des Alpes du Nord, Chambéry.
- Grigulis, K., Lavorel, S., Krainer, U., Legay, N., Baxendale, C., Dumont, M., ... & Clément, J. C. (2013). Relative contributions of plant traits and soil microbial properties to mountain grassland ecosystem services. *Journal of Ecology*. 101(1), 47-57.
- Gaujour, E., Amiaud, B., Mignolet, C., & Plantureux, S. (2012). Factors and processes affecting plant biodiversity in permanent grasslands. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 32, 133–160.
- Jeannin, B., Fleury, P., & Dorioz, J. (1991). Typologie des prairies d'altitude des Alpes du Nord: méthode et réalisation. *Fourrages*, 128, 379–396.
- Jones, D. L., and V. B. Willett. (2006). Experimental evaluation of methods to quantify dissolved organic nitrogen (DON) and dissolved organic carbon (DOC) in soil. *Soil Biology and Biochemistry* 38.5, 991-999.
- Jouany C, Cruz P, Petibon P, Duru M. (2004). Diagnosing phosphorus status of natural grassland in the presence of white clover. *European Journal of Agronomy* 21, 273-285.
- Kienast, F., Bolliger, J., Potschin, M., de Groot, R. S., Verburg, P. H., Heller, I., ... Haines-Young, R. (2009). Assessing Landscape Functions with Broad-Scale Environmental Data : Insights Gained from a Prototype Development for Europe. *Environmental Management*, 44, 1099–1120.
- Kwac J. (2013). Akmeans: Adaptive Kmeans algorithm based on threshold. R package version 1.0. <http://CRAN.R-project.org/package=akmeans>
- Laliberté, Etienne, et al. (2012). Which plant traits determine abundance under long-term shifts in soil resource availability and grazing intensity?. *Journal of Ecology* 100.3 , 662-677.
- Lamarque P., Lavorel S., Mouchet M. & Quétier F. (2013) Plant trait-based models identify direct and indirect effects of climate change on bundles of grassland ecosystem services *Proceedings of the National Academy of Sciences* (in press).
- Lasseur, R. (2012). Caractéristiques des dynamiques paysagères du Vercors. Rapport de stage Master 1 Biologie Ecologie Environnement LECA - UJF. 26p.
- Laterra, P., Orúe, M. E., & Booman, G. C. (2012). Agriculture , Ecosystems and Environment Spatial complexity and ecosystem services in rural landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 154, 56–67.

- Lautenbach, S., Kugel, C., Lausch, A., & Seppelt, R. (2011). Analysis of historic changes in regional ecosystem service provisioning using land use data. *Ecological Indicators*, (in press).
- Lavorel, S., & Grigulis, K. (2012). How fundamental plant functional trait relationships scale-up to trade-offs and synergies in ecosystem services. *Journal of Ecology*, 100, 128–140.
- Lavorel, S., Grigulis, K., Lamarque, P., Colace, M.-P., Garden, D., Girel, J., ... Douzet, R. (2011). Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology*, 99, 135–147.
- Lemaire, G., & F. Gastal. (1997). N uptake and distribution in plant canopies. *Diagnosis of the nitrogen status in crops*. Springer Berlin Heidelberg, 3-43.
- Levy, E. BRUCE, and E. A. Madden. (1933). The point method of pasture analysis. *New Zealand Journal of Agriculture* 46.5, 267-179.
- Lindborg, R., & Eriksson, O. (2004). Historical Landscape Connectivity Affects Present Plant Species Diversity. *Ecology*, 85(7), 1840–1845.
- Martínez-Harms, M. J., & Balvanera, P. (2012). Methods for mapping ecosystem service supply: a review. *International Journal of Biodiversity Science Ecosystem Services Management*, 37–41.
- MEA. (2005). *Living Beyond Our Means - Natural assets and human well-being - Statement from the Board*. Millenium Ecosystem Assessment - World Health. 28p.
- Mitchell, M. G. E., Bennett, E. M., & Gonzalez, A. (2013). Linking Landscape Connectivity and Ecosystem Service Provision: Current Knowledge and Research Gaps. *Ecosystems*, 1–15.
- Mouchet, M., Lamarque, P., Martín-López, B., Crouzat, E., Gos, P., Byczek, C., Lavorel, S. (2013). A road map to quantifying bundles and trade-offs between ecosystem services. Submitted.
- Oksanen J., Blanchet F.G., Kindt R., Legendre P., Minchin P.R., O'Hara R.B., Simpson G.L., Solymos P., Stevens M.H.H., Wagner H. (2013). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-7. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Osty, P. (1971). Influence of soil conditions on its moisture at pF3. *Annales Agronomiques*, 2, 451–476.
- Piqueray, J., Bisteau, E., Cristofoli, S., Palm, R., Poschlod, P., & Mahy, G. (2011). Plant species extinction debt in a temperate biodiversity hotspot: Community, species and functional traits approaches. *Biological Conservation*, 144, 1619–1629.

- Pontes, L.S., Carrere, P., Andueza, D., Louault, F., & Soussana, J.F. (2007). Seasonal productivity and nutritive value of temperate grasses found in semi-natural pastures in Europe: responses to cutting frequency and N supply. *Grass and Forage Science*, 62, 485-496.
- Poschlod P. & Bonn S. (1998) Changing dispersal processes in the central European landscape since the last ice age : an explanation for the actual decrease of plant species richness in different habitats ? *Acta Botanica Neerlandica*, 47, 27-44.
- Potschin, M. B., & Haines-Young, R. H. (2006). Landscapes and sustainability. *Landscape and Urban Planning*, 75, 155–161.
- Quétier, F., Lavorel, S., Thuiller, W. & Davies, I.D. (2007). Plant trait-based assessment of ecosystem service sensitivity to land-use change in mountain grasslands. *Ecological Applications*, 17, 2377–2386.
- R Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Raudsepp-Hearne, C., Peterson, G. D., & Bennett, E. M. (2010). Ecosystem service bundles for analyzing tradeoffs in diverse landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(11), 5242–7.
- Reitalu, T., Johansson, L. J., Sykes, M. T., Hall, K., & Prentice, H. C. (2010). History matters : village distances , grazing and grassland species diversity. *Journal of Applied Ecology*, 47, 1216–1224.
- Seppelt, R., Dormann, C. F., Eppink, F. V, Lautenbach, S., & Schmidt, S. (2011). A quantitative review of ecosystem service studies: approaches, shortcomings and the road ahead. *Journal of Applied Ecology*, 1–7.
- Shereen D. & Balent G. (2011). Production d’une grille d’analyse des paysages agricoles à partir de métriques paysagères. *MOUVE Livrable T4.1*.
- Smith, F. P., Prober, S. M., House, A. P. N., & McIntyre, S. (2013). Maximizing retention of native biodiversity in Australian agricultural landscapes—The 10:20:40:30 guidelines. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 166, 35–45.
- Steinfeld, H., Gerber, P., Wassenaar, T. D., Castel, V., & De Haan, C. (2006). Livestock's long shadow: environmental issues and options. *Food & Agriculture Org.*.
- Tackenberg, O., Römermann, C., Thompson, K., & Poschlod, P. (2006). What does diaspore morphology tell us about external animal dispersal? Evidence from standardized

experiments measuring seed retention on animal-coats. *Basic and Applied Ecology*, 7, 45–58.

Termorshuizen, J. W., & Opdam, Æ. P. (2009). Landscape services as a bridge between landscape ecology and sustainable development. *Landscape Ecology*, 24, 1037–1052.

Tilman, D., May, R. M., Lehman, C. L., & Nowak, M. A. (1994). Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371, 65 – 66.

Tscharntke, T., Tylianakis, J. M., Rand, T. A., Didham, R. K., Fahrig, L., Batary, P., ... & Westphal, C. (2012). Landscape moderation of biodiversity patterns and processes-eight hypotheses. *Biological Reviews*, 87,3, 661-685.

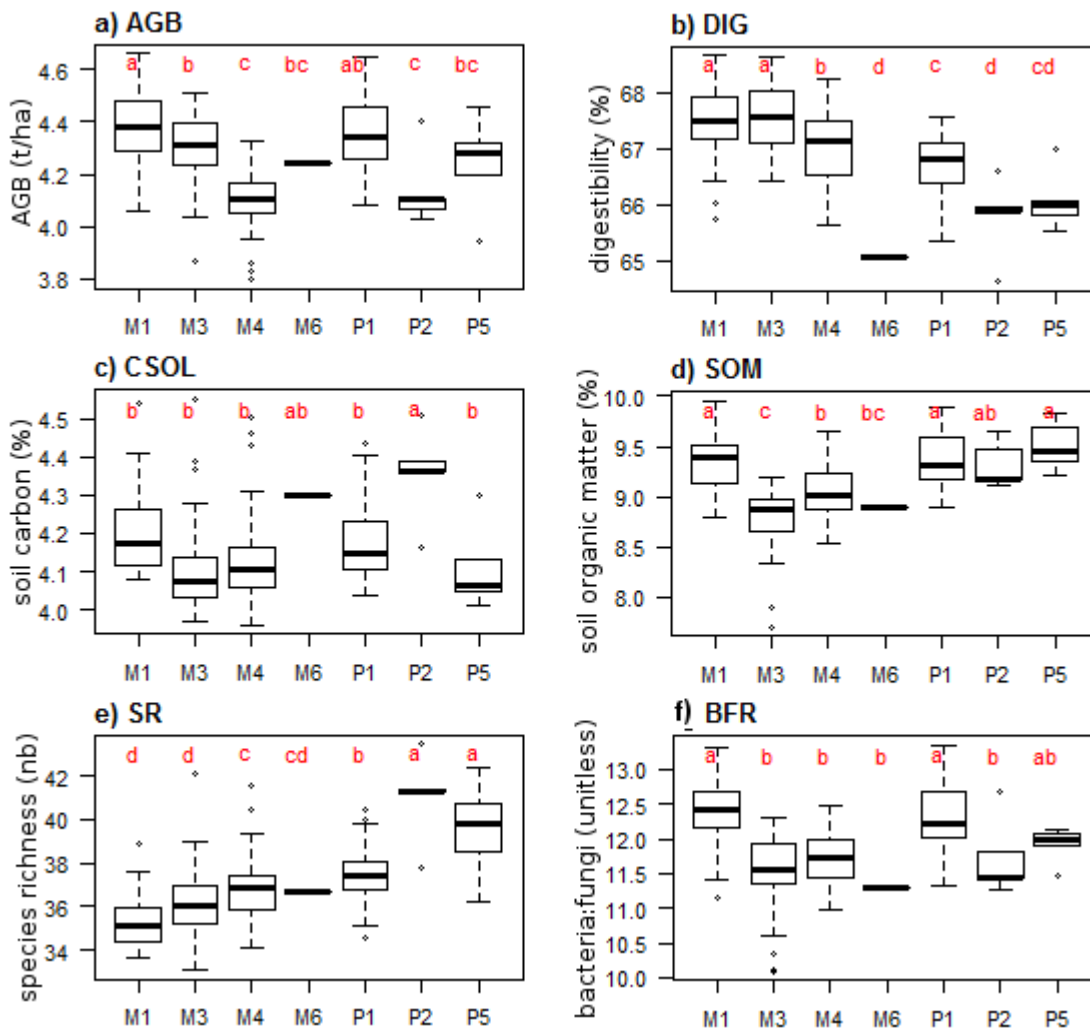
Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., & Thies, C. (2005). Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity–ecosystem service management. *Ecology Letters*, 8, 857–874.

Vandewalle M., Purschke O., de Bello F., Reitalu T., Prentice H. C., Lavorel S., Johansson L. J., & Sykes M. T. (2013) Plant functional responses to management landscape and historical factors in semi-natural grasslands. *Journal of Vegetation Science*. in press

Verburg, P. H., van Berkel, B. D., van Doorn, A. M., van Eupen, Æ. M., & van den Heiligenberg, H. A. R. M. (2010). Trajectories of land use change in Europe : a model-based exploration of rural futures. *Landscape Ecology*, 25, 217–232.

Wright, I. J., P. B. Reich, M. Westoby, D. D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers, J. Cavender-Bares, T. Chapin, J. H. C. Cornelissen, M. Diemer, J. Flexas, E. Garnier, P. K. Groom, J. Gulias, K. Hikosaka, B. B. Lamont, T. Lee, W. Lee, C. Lusk, J. J. Midgley, M. L. Navas, U. Niinemets, J. Oleksyn, N. Osada, H. Poorter, P. Poot, L. Prior, V. I. Pyankov, C. Roumet, S. C. Thomas, M. G. Tjoelker, E. J. Veneklaas, and R. Villar. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428,821-827.

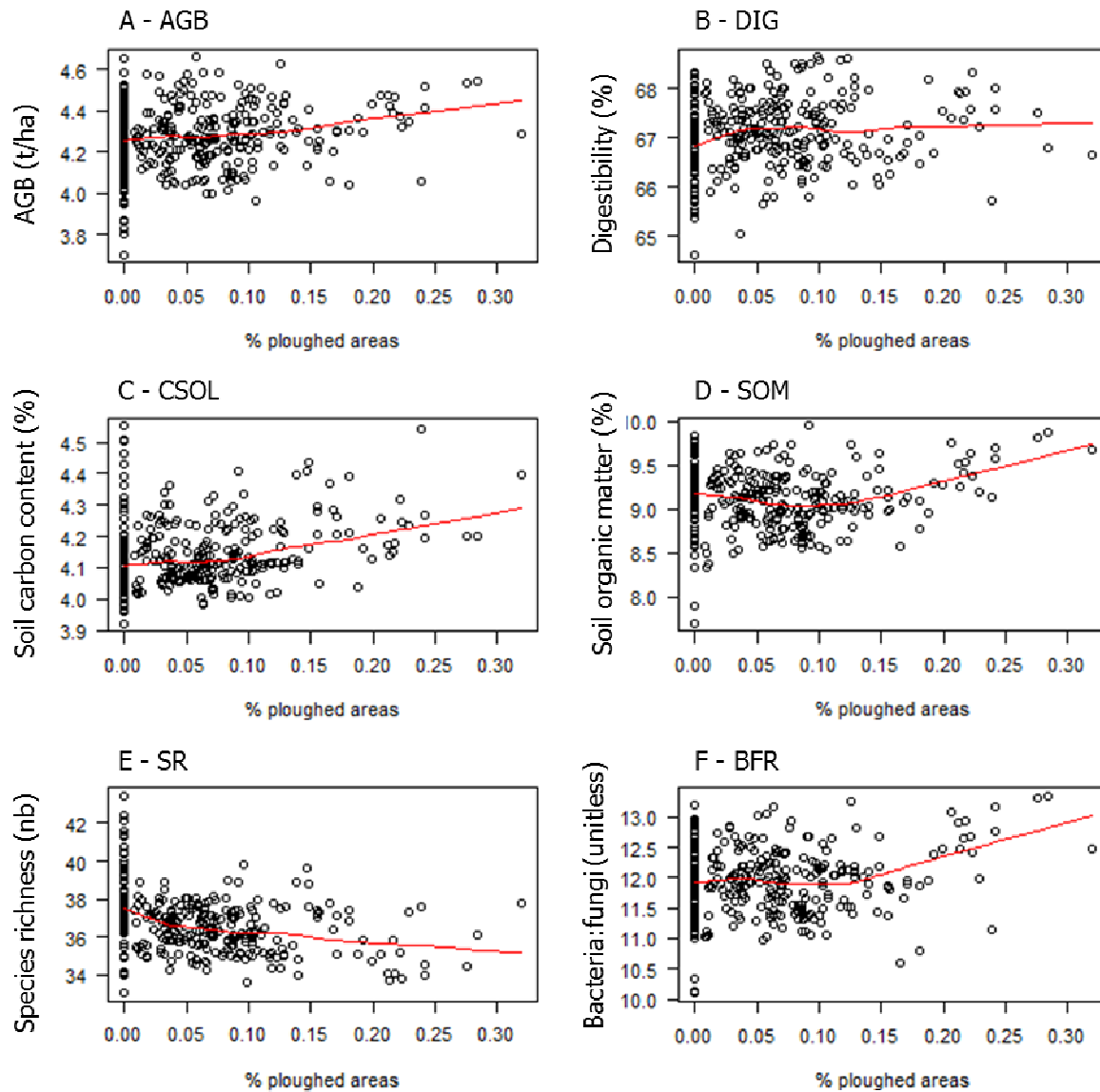
8 Appendices



S1: mean ecosystem properties and dominant grassland types in each window

Ecosystem properties: AGB- Above-ground green biomass (t/ha); BFR – bacteria:fungi ratio (unitless); Dig- digestibility (%) ; Soil C- soil carbon content (%); SOM- Soil organic matter (%); SR- species richness (number of species);

Grassland types : *M1-6* - mown grasslands with decreasing intensity of use; *P1-7* - pastured grasslands with decreasing intensity of use; *ZH* – wet meadows; *NA's* - unclassified



S2: mean ecosystem properties and percentage of ploughed areas in each window

Ecosystem properties: AGB- Above-ground green biomass (t/ha); BFR – bacteria:fungi ratio (unitless); Dig- digestibility (%) ; Soil C- soil carbon content (%); SOM- Soil organic matter (%); SR- species richness (number of species); TEP – total ecosystem properties (unitless) TMB (μmol/g fresh soil)

CHAPITRE 4

Adéquation entre services écosystémiques fournis par les prairies et attendus pour remplir des fonctions parcellaires comme outil de description des systèmes fourragers

Auteurs:

Gos P., Dobremez L. Nettier B., Pauthenet Y. & Lavorel S.

Adéquation entre services écosystémiques fournis par les prairies et attendus pour remplir des fonctions parcellaires comme outil de description des systèmes fourragers

Résumé

1. Les évaluations de la fourniture des services écosystémiques ont pris une importance croissante dans l'aide à la décision, la gestion et la planification des terres. L'étude des dimensions écologiques et économiques des services écosystémiques a affiné la modélisation des relations des services écosystémiques aux processus et fonctionnements écologiques et économiques. La dimension socio-culturelle a été plus rarement étudiée, bien que son importance soit également reconnue dans les cadres de recherche.
2. Dans cette étude nous proposons de combiner le cadre de recherche des services écosystémiques au cadre agronomique d'étude des systèmes d'exploitation. Cette approche globale du fonctionnement des exploitations agricoles permet, à partir de l'analyse de leurs pratiques, une meilleure compréhension des choix des agriculteurs que les approches par usage des terres. Nous reprenons pour cela le calcul des *budgets de services écosystémiques* (Burkhard et al. 2012) en interprétant les fonctions parcellaires attribuées aux parcelles comme des attentes vis-à-vis d'une combinaison de services écosystémiques, et en calculant un *indice d'adéquation* des niveaux des services écosystémiques attendus par les agriculteurs à ceux fournis par les prairies.
3. Nous illustrons la démarche en l'appliquant à six exploitations du plateau de Méaudre, dans le secteur des Quatre Montagnes, dans le Vercors, dominé par des systèmes laitiers. L'analyse permet d'identifier des allocations inadéquates de fonctions parcellaires à des prairies et des patrons différents entre exploitations. Cette étude illustre que les agriculteurs adoptent plusieurs représentations des services écosystémiques fournis par les prairies en fonction de l'usage qu'ils en font, et que ce niveau d'analyse est pertinent pour comprendre le fonctionnement des exploitations agricoles, en particulier pour interroger les voies d'évolutions possibles des pratiques d'élevage vers une meilleure utilisation des services écosystémiques comme support de production.

Abstract

1. Assessments of ecosystem services supply are becoming increasingly significant for supporting policy, management and land planning. Studying ecosystem services' ecological and economical aspects refined the modeling of the relationships between these services and ecological and economic processes and functioning. Socio-cultural aspects have been less explored so far, despite their acknowledged importance in research frameworks.
2. In this study, we propose to combine the ecosystem service research framework to the agronomical framework for farming systems study. Based upon the analyses of farming practices, this holistic approach of farming systems functioning allows for a better understanding of farmers' choices than approaches focused on land uses. We use the calculation of "ecosystem service budgets" (Burkhard et al. 2012) to interpret functions attributed to plots as expectations regarding ecosystem service bundles, and to obtain an "adequacy index" between the magnitude of ecosystem services expected by farmers and that supplied by grasslands.
3. We illustrate this approach by applying it to six farms of Meaudre plateau, in the dairy-dominated system of the Vercors *Quatre Montagnes* sector. The analysis highlights some inadequacies in the allocation of plot functions to grasslands, as well as varying patterns among farms. The study illustrates that farmers tend to adopt various representations of the ecosystem services supplied by grasslands depending on their intended uses. It also confirms that this level of analysis is relevant for understanding the functioning of farming systems, in particular in order to question possible evolutions of farming practices towards a better use of ecosystem services as provisioning support.

1 Introduction

Depuis son émergence à la fin des années 1990, le cadre de recherche des services écosystémiques a pris une place importante dans les démarches d'évaluation des valeurs de la biodiversité (MEA 2005, Maitre d'Hôtel et Pelegrin 2012), en économie de l'environnement (TEEB 2010, Méral et al. 2012) ainsi que dans l'appui à la décision (CAS 2012). Ce cadre a pour objet central les biens fournis et les processus réalisés par les écosystèmes et qui contribuent aux activités économiques et au bien-être humain (Daily 1997, MEA 2005). Ces services écosystémiques résultent des fonctions, des structures et des processus des écosystèmes, et sont traduits en bénéfices puis en valeurs par leurs bénéficiaires (Haines-Young and Potschin 2010).

Une représentation adaptée aux systèmes agricoles distingue les services écosystémiques pouvant servir d'intrants (structure et fertilité du sol, disponibilité en eau, pollinisation, contrôles biologiques), les services écosystémiques de production (rendements végétaux, animaux, quantité et qualité de fourrage, stabilité de la production) et les services écosystémiques hors production (correspondant aux externalités de l'agriculture: régulation des flux et qualité des eaux, régulation du climat) (Zhang et al. 2007, Le Roux et al. 2008).

Après une décennie de travaux, plusieurs revues de la littérature ont mis en avant les lacunes des recherches sur le sujet, et plusieurs cadres d'analyses ont été proposés (Seppelt et al. 2012, Crossman et al. 2013). Parmi les difficultés rencontrées, peu d'études ont à la fois évalué la fourniture et la demande en services écosystémiques (Burkhard et al. 2012, Martín-Lopez et al. 2013) malgré les appels à croiser ces données (Seppelt et al. 2012, Crossman et al. 2013). Un rapport entre les valeurs de services écosystémiques fournis et la demande en services écosystémiques a été proposé par Paetzold, Warren et Maltby (2010), mais à notre connaissance n'a pas été appliqué à un cas pratique. De leur côté, Burkhard et al. (2012) ont proposé une évaluation non-monnaire, basée sur des indicateurs catégoriels spatialisés de la fourniture de services écosystémiques, estimés à partir de publications dans différentes régions du monde, et de la demande en services écosystémiques estimées à dire d'experts, comme hypothèse de travail. La demande en services écosystémiques était définie dans leur étude comme la somme des services écosystémiques consommés ou utilisés dans un secteur géographique et une fenêtre de temps donnés. Un *budget* y était calculé comme la soustraction entre le niveau de fourniture en services écosystémiques et le niveau de demande en services écosystémiques.

Nous proposons d'intégrer le cadre d'évaluation des services des écosystèmes aux analyses des systèmes d'exploitation. L'approche globale du fonctionnement des exploitations agricoles (Bonneviale et al. 1989) qui s'est largement développée dans la recherche en agronomie et dans l'enseignement supérieur agronomique depuis une trentaine d'années permet en effet, à partir de

l'analyse des pratiques des agriculteurs (Landais et Deffontaines 1988) une meilleure compréhension de leurs choix que les approches par usage des terres. Les agriculteurs ne recherchent en effet pas à produire une quantité maximale de fourrage sur l'ensemble de leurs parcelles, mais attribuent aux prairies divers rôles en tenant compte de leur projet dans un cadre contraint (environnement socio-économique, organisation du travail, organisation spatiale, perception des contraintes et atouts des milieux qu'ils utilisent) (Fleury 1996, Camacho et al.. 2008). Ainsi Fleury et al. (1995) définissent des fonctions parcellaires à partir du « rôle principal que leur assigne l'agriculteur », des « objectifs attribués » par l'agriculteur et du « niveau d'exigence quant à l'état de la ressource végétale ». Dans le cadre conceptuel des services écosystémiques, j'ai considéré que ces expressions renvoyaient à des « attentes » vis-à-vis des services écosystémiques fournis, que j'ai interprété comme une « demande » en services écosystémiques.

Les fonctions parcellaires reposent sur des propriétés du couvert végétal nécessaires pour les réaliser, rassemblées sous le terme de *valeur d'usage* (Jeannin et al. 1991, cité par Ansquer 2006). Les valeurs d'usage fréquemment citées sont la quantité de biomasse produite, la qualité du fourrage, la souplesse d'exploitation, la diversité spécifique intra-parcellaire et la décomposition de la matière organique. Elles recoupent les services écosystémiques intrants et de production cités par Le Roux et al. (2008), et nous utiliserons l'expression *services écosystémiques* en lieu et place de *valeur d'usage* dans le reste de l'article.

Dans ce contexte, notre étude a pour objectif : (i) de présenter une méthode d'évaluation de l'adéquation entre fonctions parcellaires et prairies allouées à ces fonctions parcellaires en termes de budget de services écosystémiques, (ii) de tester la capacité de cette méthode à différencier des exploitations. En particulier, notre étude est focalisée sur les questions suivantes : (i) comment les valeurs d'usage diminuent-elles des prairies productives aux prairies moins productives ? (ii) les fonctions parcellaires sont-elles associées à des variations de richesse spécifique à l'intérieur des types de prairies ?

2 Matériel et méthodes

2.1 Site d'étude

Le site d'étude se trouve dans le nord du Vercors, dans le secteur des Quatre Montagnes, sur le plateau du Val d'Autrans (communes d'Autrans et Méaudre) qui appartient au Parc Naturel Régional du Vercors (45°07'N, 5°31' E). Ce territoire de référence s'étale sur 78 km², et son altitude varie entre 930 et 1311m. La roche mère est un massif calcaire à calcaire marneux, recouvert d'alluvions du Quaternaire sur le plateau (alluvions actuelles décarbonatées hydromorphes, molasses indifférenciées, gréseuses ou gréso-marneuses du miocène, moraines glaciaires (wurmienne) des chaînes subalpines) (Bravard et al. 1978, carte 1/50000 BRGM).

Le site est caractérisé par un climat régional moyen pluvieux (1 417 mm/an) et tempéré (8,8 °C de moyenne annuelle) (Bigot et Rome 2010), une amplitude thermique importante (-21°C en février 2012 à 28°C en août 2012). Le début de la période de végétation (correspondant aux premières températures journalières moyennes cumulées positives) a commencé au 06 mars en 2011 et au 21 mars en 2012.

Les communes de Méaudre et Autrans sont dominées par un couvert forestier (70 % des surfaces), dont les limites sont stables depuis au moins les années 1950 (Lasseur 2012, Lefebvre 2012, Sheeren & Balent, 2011) ce qui se rapproche des résultats trouvés pour la réserve des Hauts Plateaux du Vercors, qui a connu une phase de progression des ligneux entre 1825 et 1955 essentiellement, reliées à des modifications des pratiques agropastorales et sylvicoles (UMR PACTE & UMR LECA, 2010).

2.2 Fonctions parcellaires

Quatorze fonctions parcellaires théoriques ont été définies sur la base des principales fonctions parcellaires des prairies des Alpes du Nord (**Tableau 1**, Fleury et al. 1995). Pour l'étude préliminaire présentée ici, six exploitations laitières ont été sélectionnées (notées EXPL1 à 6), et l'ensemble de leurs prairies a été réparti selon les différentes fonctions parcellaires sur la base de leur usage décrit lors d'entretiens avec les agriculteurs (Dobremez et al. 2012, Benistant 2013).

Code	Intitulé et Logique	Logique et pratiques associées
Ffoin1	« <i>Du foin dans la grange</i> » S'inscrit dans une logique de recherche d'autonomie fourragère	Fauche pas très précoce : date moyenne à tardive ; bonne fertilisation ; temps de repousse assez important (en principe)
Ffoin2	« <i>Un bon petit foin de pays</i> »	Utilisation tardive ; peu d'intrants ; une seule coupe (+ éventuellement pâture en automne)
Ffoin3	« <i>Le bon foin de mi-juin</i> » = du foin de qualité correcte avec quand même de la quantité à coût moyen et faible risque	Date fauche moyenne ; fertilisation moyenne à modérée
Ffoin4	« <i>Du foin pour le lait</i> » Associé à bonne productivité laitière	1ère coupe précoce (enrubannage) ; temps de repousse court ; fertilisation raisonnée (fractionnée)
Ffoin1-4	Qualité privilégiée puis assurer la quantité (cf. aléas)	Cf. Ffoin4 ; temps de repousse plus long que Ffoin4
Ffoin5	« <i>du foin pour le lait sinon rien</i> »	≥ 3 cycles ; fauche précoce ; forte fertilisation
Fmix1	« <i>de l'herbe au printemps et en automne</i> »	Priorité au pâturage (exemple : avant et après alpage) ; fertilisé pour avoir de l'herbe à l'automne (apport N après fauche)
Fmix2	« <i>de l'herbe en intersaison, du foin en été</i> »	Fauche privilégiée ; pâture avant la fauche ; fertilisé (y compris en N minéral)
Fmix3VL	« <i>du foin pour le lait et de l'herbe en été</i> »	Fauche (1 ou 2 coupes) puis pâturage ; Vaches laitières en été ; Date de fauche assez précoce et date de pâturage assez tôt en été fertilisé (y compris en N minéral)
Fmix3VLp	« <i>du foin pour le lait et ouvrir au plus vite pour le pâturage des VL en été</i> »	Fonction Fmix3VL avec une date de fauche très précoce
Fmix3Ge	« <i>du foin et de l'herbe en été</i> »	Fauche (1 ou 2 coupes) puis pât. Genisses ou vaches taries en été ; Date fauche assez précoce et date de pâturage assez tôt en été fertilisé (y compris en N minéral)
Fmix3Gep	« <i>du foin et de l'herbe en été, et ouvrir au plus vite pour le pâturage du troupeau en été</i> »	Fonction Fmix3Ge avec une date de fauche très précoce
Fpat1	« <i>le troupeau ne doit pas attendre l'herbe</i> » : avoir de l'herbe jeune à offrir aux animaux (VL notamment)	Fertilisé ; fort chargement
Fpat2	« <i>L'herbe doit pouvoir attendre le troupeau</i> » : flexibilité de la prairie (l'herbe pousse lentement)	Peu fertilisé ; Faible chargement
Fpat3	« <i>L'herbe doit pouvoir attendre le troupeau</i> » : flexibilité de la prairie (l'herbe pousse lentement)	Peu fertilisé ; faible chargement ; pâturage tardif au printemps
Fpat5	« <i>à manger et pas d'épines</i> » : pour animaux à faibles besoins	2 à 3 pâtures assez longues ; non fertilisé

Tableau 1 : Fonctions parcellaires des systèmes fourragers du plateau (modifié d'après Fleury et al 1997)

2.3 Estimation des niveaux de valeurs d'usage attendus

Les fonctions parcellaires ont été décrites comme des combinaisons de valeurs d'usage et déduites de l'usage et des pratiques associées (nature et nombre de cycles d'exploitation sur une campagne annuelle, date de première exploitation, temps de repousse entre les deux premières récoltes, fertilisation, chargement animal), ce qui nous a amené à un choix de huit valeurs d'usage : la quantité de fourrage, la qualité de fourrage, et la précocité de maturité de la prairie lors du premier cycle puis lors des repousses, et la souplesse d'utilisation. L'attente vis-à-vis de chaque service écosystémique a été codée en quatre niveaux : 0 – hors de préoccupation, 1 – faible niveau d'attente, 2 – niveau d'attente intermédiaire, 3- fort niveau d'attente (**Tableau 2**). L'attribution du niveau d'attente s'appuyait sur les descriptions des fonctions parcellaires (**Tableau 1**)

		<div> <div>Échelle :</div> <div> <div>très important/ attendu</div> <div>Important /attendu</div> <div>peu important /attendu</div> <div>hors de préoccupation</div> </div> </div>						
		++	+	-	0			
		Quantité	Qualité	Précocité	souplesse d'utilisation	Quantité repousse	Qualité repousse	Précocité repousse
Ffoin1	« Du foin dans la grange »	++	-	-	+	+	-	0
Ffoin2	« Un bon petit foin de pays »	+	++	0	++	0	0	0
Ffoin3	Le bon foin de mi-juin	+	+	-	+(+)	+	-	-
Ffoin4	« Du foin pour le lait »	++	++	++	0	+	+	+
Ffoin1-4	Qualité privilégiée puis assurer la quantité	+	++	++	-	+	+	-
Ffoin5	Du foin pour le lait sinon rien	++	++	++	0	++	++	++
Fmix1	De l'herbe au printemps et en automne	+	-	+	++	-	-	-
Fmix2	De l'herbe en intersaison, du foin en été	+	+	+	0	+	+(+)	+
Fmix3VLp	Du foin pour le lait et ouvrir au plus vite pour le pâturage des VL en été	+	++	++	0	+	+	++
Fmix3VL	Du foin pour le lait et de l'herbe en été	+	++	-	-	+	+	+
Fmix3Ge	Du foin et ouvrir au plus vite pour le pâturage du troupeau en été	+	+	++	0	+	+	++
Fmix3Ge	Du foin et de l'herbe en été	+	+	-	-	+	-	+
Fpat1	Le troupeau ne doit pas attendre l'herbe	++	++	++	0	++	++	++
Fpat2	L'herbe doit pouvoir attendre le troupeau	-	-	-	++	-	0	0
Fpat3	L'herbe doit pouvoir attendre le troupeau pour un pâturage tardif au printemps	-	-	0	++	-	0	0
Fpat5	A manger et pas d'épines	-	0	0	++	0	0	0

Tableau 2 : Attentes en termes de services écosystémiques, dérivées des fonctions parcellaires

2.4 Typologie des prairies

Au printemps 2012 (de mai à début juillet), nous avons caractérisé les prairies du plateau (1037 recensées sur le Val d'Autrans) par estimation visuelle de la fréquence de types de plantes et la physionomie du couvert végétal selon la typologie GIS Alpes du Nord (2002). Cette typologie est fondée sur des études qui définissaient des valeurs d'usage – une qualité de la prairie correspondant aux attentes de l'agriculteur- des prairies des Alpes du Nord selon quatre critères : la dynamique de la biomasse aérienne durant le premier cycle et les repousses, l'évolution de la valeur alimentaire du fourrage (la teneur en azote et la digestibilité du fourrage), la « récoltabilité » des fourrages produits, et la dynamique de végétation de couverts (Jeannin, Fleury et Dorioz 1991). Cette typologie combine le pourcentage de dicotylédones non légumineuses comme indicateur des interactions entre la précocité de fauche et la fertilisation, et la physionomie des graminées comme indicateur du niveau trophique et de la disponibilité hydrique du milieu (Jeannin, Fleury et Dorioz 1991). Pour faciliter l'analyse, la typologie a été simplifiée (**Tableau 3**).

Types	Types de prairies GIS	Description	Proportion dans le paysage (%)
M1	Fp1, Fp2, PTluz, PT	<i>prairie de fauche intensive équilibrée; Prairie temporaire luzerne dominante ou à mélange graminées-légumineuses</i>	16,2
M2	Fm1-B1, Fb3	<i>prairie de fauche intensive à risques (qualité du foin)</i>	1,5
M3	Fp3	<i>prairie de fauche moyenne équilibrée</i>	19,5
M4	Fm3, Fm4, Fb2, Fb4	<i>prairie de fauche moyenne équilibrée</i>	18,5
M5	Fp4	<i>prairie de fauche extensive équilibrée</i>	1,6
M6	Fm5, Fm6	<i>prairie de fauche extensive équilibrée</i>	1,6
P1	Pm1, Pm2, Pm3, Pb1	<i>pâturage intensive équilibrée</i>	19,9
P2	Pm4-B4, Pb3	<i>pâturage intensive à risques</i>	0,7
P3	Pe1, Pe2	<i>pâturage intensive à risques</i>	0,4
P4	Pb2	<i>pâturage moyenne équilibrée</i>	0,2
P5	Pp3	<i>pâturage moyenne équilibrée</i>	7,7
P6	Pp1, Pp2	<i>pâturage extensive équilibrée</i>	1,1
P7	Pe3, Pe3-B5	<i>pâturage extensive à risque d'enfrichement</i>	0,3

Tableau 3:Description des types de prairies simplifiés et correspondance avec les types GIS

2.5 Indicateurs écologiques des valeurs d'usage fournies

Antérieurement à la classification exhaustive des prairies du plateau, de mars à juin 2011, et de mars à juin 2012 nous avons échantillonné 38 parcelles en nous basant sur une pré-estimation visuelle de leur niveau d'intensité d'usage de fauche et de pâture, sur lesquelles nous avons réalisé les mesures de terrain décrites ci-après. Devant la faible discrimination des types de prairies de la classification GIS sur la base des propriétés mesurées (Loucougaray, document de travail, MOUVE), nous avons simplifié la typologie GIS. En nous basant sur les dires d'experts et les observations de terrain, nous avons distingué les fauches des pâtures, divisé chaque type en 6 sous-types (M1 à M6 et P1 à P7) ordonnés selon une intensité d'usage décroissante. Tous les types majoritaires dans le paysage (M1, M3, M5, P1 et P5, voir tableau 3) ainsi que les types de prairies de fauche intensive M2 et extensive M5 et M6 se sont avérés avoir été échantillonnés. Nous avons ensuite utilisé ces types simplifiés comme approximations de l'usage des terres.

La biomasse aérienne verte (en $t \cdot ha^{-1}$) a servi d'indicateur de quantité de fourrage, et été estimée par des mesures calibrées de hauteurs sur les 38 parcelles échantillonnées (Lavorel et al. 2011). La qualité du fourrage a été estimée par la digestibilité de la biomasse verte, mesurée au maximum de végétation, fin juin 2011 et 2012, sur un prélèvement de végétation en ligne de 10cm x 10m (soit $1m^2$), séchée à $60^\circ C$ pendant 72h, broyée sur une grille de 0,5mm et analysée par spectrométrie en proche infrarouge (Pontes Da Silva et al. 2007).

La précocité de maturité de la prairie a été estimée par la moyenne pondérée à l'échelle de la communauté de la date de floraison. La phénologie de floraison (la date du début de floraison) a été mesurée pour toutes les graminées dominantes sur l'ensemble des parcelles, entre 2011 et 2012. La restriction de ce trait aux graminées est fondée sur la convergence de la période de floraison entre graminées et dicotylédones d'une même communauté (Ansquer 2009), et sur la pertinence pour les agriculteurs de la floraison des graminées comme indicateur de date de basculement de la prairie vers un fourrage de qualité décroissante. Pour chaque espèce, le stade (végétatif, montaison, épiaison, floraison) a été déterminé une fois par semaine comme l'état dominant de la population présente sur chaque parcelle. La date de début de floraison a été transformée en degrés-jours de croissance ajustés à l'altitude de chaque parcelle en appliquant un facteur décroissant de $0,6^\circ C/100m$ aux données de la station Météo France Autrans 38021001. Pour chaque parcelle, nous avons calculé la valeur moyenne de la date de floraison pondérée par les abondances des espèces dans la communauté (CWM : Garnier et al. 2004), dans laquelle la valeur du trait de chaque espèce présente est pondérée par l'abondance relative de l'espèce dans la parcelle, en utilisant le paquet FD (Laliberté et Shipley, 2011).

La corrélation entre la date de floraison moyenne et la somme de l'abondance des espèces de graminées à floraison précoce, proposée comme indicateur de précocité (Cruz et al. 2010) était significative mais faible (Pearson's $R=0,30$, $p\text{-val} = 0,04$) et nous avons privilégié la mesure directe de ce service écosystémique.

La souplesse d'utilisation des prairies a été estimée comme l'abondance du type fonctionnel de graminées C (tel que définie par Cruz et al. (2010), Duru et al. (2010)), qui est le type fonctionnel associé à la durée de vie des feuilles la plus longue et permet une large fenêtre temporelle d'utilisation sans qu'il y ait des pertes en production de biomasse nette par sénescence (Ansquer, 2004). Pour cet indice, en effet, nous n'avons pas pu mesurer d'indice direct lié à la phénologie, car les parcelles étant utilisées par les agriculteurs au cours de la saison, le suivi phénologique réalisé jusqu'à leur utilisation n'a pas permis de mesurer l'étalement complet des floraisons.

Enfin, faute de mesures directes, les valeurs d'usage fournies aux seconds cycles ont été estimées par les mêmes indicateurs que les valeurs d'usage fournies au premier cycle.

La moyenne par type de prairie simplifiée de chaque service écosystémique a été utilisée comme estimation du niveau moyen des services écosystémiques fournis par type de prairie et attribué à l'ensemble des prairies du type (**Tableau 4**).

	Quantité	Qualité	Précocité	Souplesse	Quantité (repousse)	Qualité (repousse)	Précocité (repousse)
M1	1	1	1	0,66	1	1	1
M2	1	1	1	0,66	1	1	1
M3	0,92	1,00	0,92	0,80	0,92	1,00	0,92
M4	0,79	0,97	0,94	1	0,79	0,97	0,94
M5	0,74	0,86	0,88	0,46	0,74	0,86	0,88
M6	0,74	0,86	0,88	0,46	0,74	0,86	0,88
P1	0,92	0,94	0,99	0,58	0,92	0,94	0,99
P2	0,92	0,94	0,99	0,58	0,92	0,94	0,99
P3	0,92	0,94	0,99	0,58	0,92	0,94	0,99
P4	0,92	0,94	0,99	0,58	0,92	0,94	0,99
P5	0,84	0,86	0,88	0,46	0,84	0,86	0,88
P6	0,84	0,86	0,88	0,46	0,84	0,86	0,88
P7	0,84	0,86	0,88	0,46	0,84	0,86	0,88

Tableau 4 : Services écosystémiques fournis par les types de prairies

Les valeurs sont rapportées à la valeur maximale de chaque service écosystémique mesurée sur le territoire. Types de prairies : M1 à 6 – prairies de fauches d'intensité de production décroissante ; P1 à P7 pâtures d'intensité de production décroissante.

Discrétisation des valeurs d'usage fournies - analyse de sensibilité

Les services écosystémiques fournis ont été classées en quatre niveaux comme les services écosystémiques attendus : 0- hors d'intérêt, 1- intérêt faible, 2- intérêt modéré, 3- fort intérêt. Nous avons discuté (**chapitre 2**) de ce que la classification des valeurs continues de services écosystémiques relevaient de perceptions subjectives (Gos et Lavorel, 2012, voir aussi Paetold et al. 2010, citant Freyfogle & Lutz Newton, 2001). Une classification représentative des perceptions des agriculteurs nécessiterait des entretiens les interrogeant sur ce sujet.

Ici, nous avons pris le parti de tester plusieurs *fonctions d'appréciation*, pour lesquelles nous avons considéré qu'aucun des types de prairies ne relevait de la catégorie 0- *hors d'intérêt*. Les valeurs des services écosystémiques ont été standardisées entre leur valeur minimale et leur valeur maximale, et les fonctions d'appréciation attribuaient aux valeurs de l'intervalle [0,1] une des trois classes 1- *intérêt faible*, 2- *intérêt modéré*, ou 3- *fort intérêt*. Ces fonctions d'appréciation se différenciaient principalement selon le seuil supérieur de la classe d'intérêt faible et le seuil inférieur de la classe de fort intérêt. Les modèles se répartissent d'une fonction d'appréciation *Fa1* caractérisée par un seuil séparant les classes 1 et 2 faible (0,15), qui correspondrait à une appréciation « peu exigeante », à une fonction d'appréciation *Fa5* caractérisée par des seuils séparant les classes 1 et 2 et les classes 2 et 3 élevés (0,65 et 0,85), qui correspondrait à une appréciation « très exigeante » (**Figure 1**).

Fonctions d'appréciation des services fournis

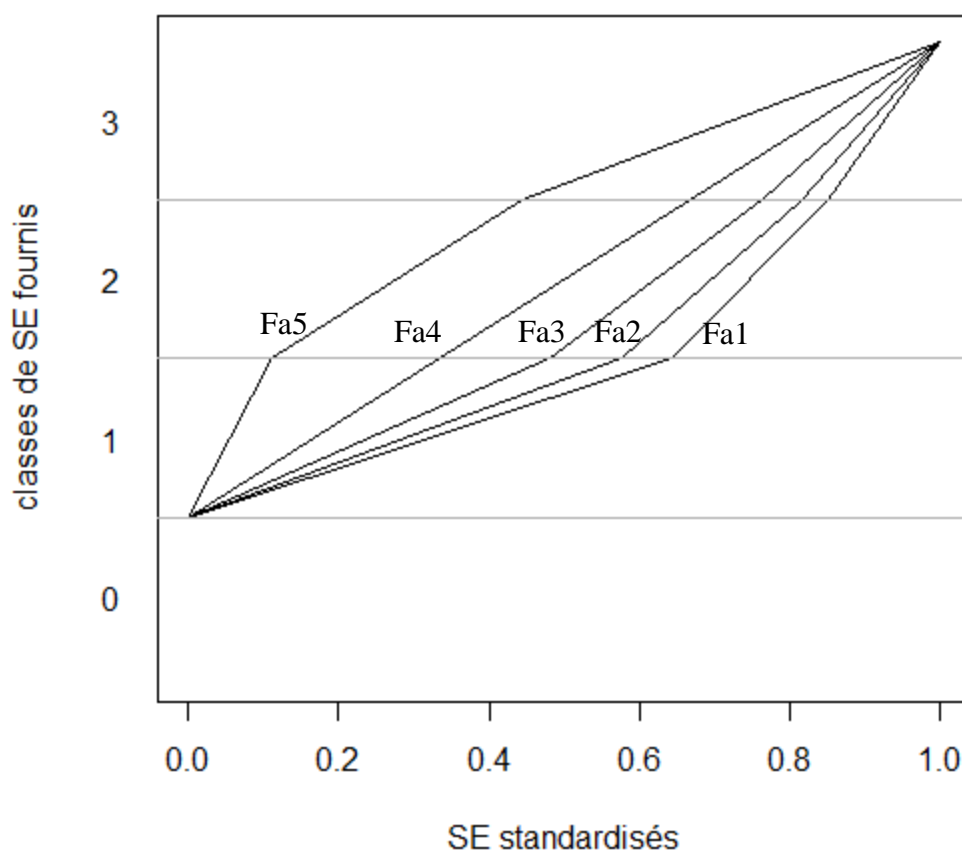


Figure 1 : Fonctions d'appréciation des services écosystémiques fournis par les prairies.

Les niveaux de services mesurés dans tous les types de prairies ont été considérés comme ayant au minimum un faible intérêt agronomique (classe 1).

SE – services écosystémiques

2.6 Indices d'adéquation

Pour chaque paire $P_i \times F_j$, avec P_i le i -ème type de prairie, et F_j la j -ème fonction parcellaire, nous avons défini pour chaque service écosystémique une adéquation entre niveau fourni et niveau attendu comme la soustraction entre le niveau fourni et le niveau attendu, $Ad_{SE,i,j}$. « L'adéquation globale » du type de prairie P_i à la fonction parcellaire F_j , $Ad_{i,j}$ a été calculée comme la moyenne des adéquations des 8 services écosystémiques pour la paire $P_i \times F_j$. Un second indice « d'inadéquation globale » du type de prairie P_i à la fonction parcellaire F_j , $inAd_{i,j}$ a été calculé comme le nombre d'indices d'adéquation $Ad_{SE,i,j}$ inférieurs à 0.

2.7 Variation de la richesse spécifique intra-type

Enfin, nous avons testé l'influence des interactions entre les types de prairies et les fonctions parcellaires sur la variation de richesse spécifique. Pour cela, nous avons comparé deux modèles issus de régressions linéaires multiples, avec la richesse spécifique comme variable expliquée et (i) les types de prairies ou (ii) les types de prairies et les fonctions parcellaires comme variables explicatives.

Toutes les analyses ont été réalisées sous R (R Core Team 2013).

3 Résultats

3.1 Services écosystémiques fournis

Les prairies de fauche productives (M1, M2) présentaient les niveaux de services écosystémiques les plus élevés (voir aussi **Chapitres 2 et 3**), à l'exception de la souplesse d'utilisation, pour laquelle elles présentaient un niveau intermédiaire (0,66) plus faible que les prairies de fauche intermédiaires M3 et M4. La quantité et la qualité du fourrage ainsi que la précocité du pic de végétation diminuaient comme nous l'attendions des prairies productives aux prairies moins productives. Les variations de ces indicateurs restaient malgré tout de faible amplitude (26 %, 14 % et 12 % entre les prairies de fauche les plus intensives et les prairies de fauche les moins intensives pour la quantité, la qualité et la précocité, respectivement). La souplesse d'utilisation présentait une plus grande amplitude de variation (54%), et la particularité de culminer pour les prairies de fauche intermédiaires.

3.2 Evolution de l'indice d'adéquation global des paires théoriques Fonctions parcellaires x Prairies en fonction du choix des fonctions d'appréciations

Une vision d'ensemble de l'inadéquation des paires théoriques (**Tableau 5**) met en évidence des associations proscrites entre fonctions parcellaires et prairies. Logiquement, le nombre d'inadéquations augmente avec le passage des types productifs de prairies vers les types moins productifs de prairies, pour les prairies de fauche comme pour les prairies de pâture. Les types les plus extensifs, M5 et P5, en particulier, cumulent des inadéquations sur plusieurs services écosystémiques pour la plupart des fonctions parcellaires, et ce dès le modèle d'appréciation *Fa1*, « peu exigeant ». Les niveaux de services écosystémiques produits par ces prairies extensives ne permettent pas de soutenir la plupart des fonctions parcellaires. En particulier, si elles étaient associées par les agriculteurs aux fonctions parcellaires Fpat1, Fmix3Ge et Fmix3Gep, les niveaux de quantité et de qualité qu'elles fournissent seraient systématiquement inférieurs aux niveaux attendus, quel que soit le modèle d'appréciation choisi. Leur souplesse correspond en revanche au niveau attendu par ces fonctions parcellaires. Si elles étaient associées par les agriculteurs aux fonctions parcellaires Fpat2, Fpat3 et Fpat5, les niveaux de quantité et de qualité qu'elles fournissent suffirait à ces fonctions parcellaires. En revanche, leur niveau de souplesse reste très inférieur au niveau attendu.

A l'inverse, les prairies de type M1, les plus productives, montrent logiquement un faible nombre d'inadéquations entre services écosystémiques fournis et attendus, quelle que soit la fonction parcellaire et la fonction d'appréciation choisie. Il est intéressant de noter qu'elles sont optimales pour les fonctions parcellaires de forte production Ffoin1, Ffoin4 et Ffoin5, mais montrent un niveau de souplesse inférieur au niveau attendu pour les fonctions parcellaires Ffoin3, FmixGe, Fmix3Gep et Fmix3VL, avec lesquelles nous les retrouvons fréquemment associées par les agriculteurs (**Tableau 6**).

Le **tableau 5** d'inadéquation des paires théoriques met également en évidence des différences d'attentes entre fonctions parcellaires. Les fonctions parcellaires Fpat2, 3 et 5 montreraient un très faible nombre d'inadéquations, quels que soient les types de prairies et le modèle d'appréciation envisagés. Ces fonctions (« *l'herbe doit pouvoir attendre le troupeau* », « *à manger et pas d'épines* ») correspondent à des attentes moyennes à faibles (mise à l'herbe peu précoce, fertilisation faible à moyenne, faible chargement ; **tableau 2**) aisées à obtenir.

	Fa1						Fa2						Fa3						Fa4						Fa5					
	FGr1	FGr3	FGr4	FGr5	PGr1	PGr5	FGr1	FGr3	FGr4	FGr5	PGr1	PGr5	FGr1	FGr3	FGr4	FGr5	PGr1	PGr5	FGr1	FGr3	FGr4	FGr5	PGr1	PGr5	FGr1	FGr3	FGr4	FGr5	PGr1	PGr5
Ffoin1.4	0	1	0	5	0	3	0	1	3	5	1	3	0	1	4	5	1	5	0	1	4	5	2	5	0	1	4	5	2	5
Ffoin1	0	0	1	3	0	2	0	0	2	3	1	2	1	1	2	3	2	3	1	1	2	3	2	3	1	2	2	3	2	3
Ffoin2	1	0	0	3	1	2	1	1	1	3	2	2	1	1	2	3	2	3	1	1	2	3	2	3	1	1	2	3	2	3
Ffoin3	1	0	0	4	1	2	1	1	2	4	1	2	1	1	2	4	1	4	1	1	2	4	2	4	1	1	2	4	2	4
Ffoin4	0	1	1	6	0	5	0	1	3	6	1	5	0	3	5	6	2	6	0	3	5	6	3	6	0	3	5	6	3	6
Ffoin5	0	2	2	6	0	6	0	2	4	6	2	6	0	4	6	6	4	6	0	4	6	6	4	6	0	4	6	6	4	6
Fmix1	1	0	0	3	1	2	1	1	1	3	1	2	1	2	2	3	1	3	1	2	2	3	1	3	1	2	2	3	1	3
Fmix2	0	0	0	6	0	4	0	0	2	6	1	4	0	2	5	6	1	6	0	2	5	6	2	6	0	2	5	6	2	6
Fmix3Ge	0	0	0	4	0	2	0	0	2	4	0	2	0	1	3	4	0	4	0	1	3	4	1	4	0	1	3	4	1	4
Fmix3Gep	0	2	0	6	0	4	0	2	4	6	0	4	0	2	4	6	0	6	0	2	4	6	2	6	0	2	4	6	2	6
Fmix3VL	0	0	0	5	0	3	0	0	2	5	1	3	0	1	4	5	1	5	0	1	4	5	2	5	0	1	4	5	2	5
Fmix3VLp	0	2	0	6	0	4	0	2	4	6	1	4	0	2	5	6	1	6	0	2	5	6	2	6	0	2	5	6	2	6
Fpat1	0	2	2	6	0	6	0	2	4	6	2	6	0	4	6	6	4	6	0	4	6	6	4	6	0	4	6	6	4	6
Fpat2	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1
Fpat3	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1
Fpat5	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1

Tableau 5 : Nombre d'inadéquations des paires théoriques types de prairies et fonctions parcellaires, par fonction d'appréciation.

Les inadéquations correspondent à des indices d'adéquations <0.

Le nombre d'inadéquations est calculé sur les 7 valeurs d'usages.

Types de prairies : M1 à 5 – prairies de fauches d'intensité de production décroissante ;

P1 à P5 pâtures d'intensité de production décroissante - Fonctions d'appréciation : Fa1 à 5

		Fonction d'appréciation Fa1							Fonction d'appréciation Fa2							Fonction d'appréciation Fa5						
Fonctions	Prairies	Quantité	Qualité	Précocité	Souplesse	Quantité 2	Qualité 2	Précocité 2	Quantité	Qualité	Précocité	Souplesse	Quantité 2	Qualité 2	Précocité 2	Quantité	Qualité	Précocité	Souplesse	Quantité 2	Qualité 2	Précocité 2
Ffoin1	M1	0	2	2	0	1	2	3	0	2	2	0	1	2	3	0	2	2	-1	1	2	3
	M3	0	2	1	1	1	2	2	0	2	1	0	1	2	2	-1	2	0	-1	0	2	1
	M4	-1	2	2	1	0	2	3	-2	2	1	1	-1	2	2	-2	1	0	1	-1	1	1
Ffoin1.4	M1	1	0	0	1	1	1	2	1	0	0	1	1	1	2	1	0	0	0	1	1	2
Ffoin2	M3	1	0	2	0	3	3	2	1	0	2	-1	3	3	2	0	0	1	-2	2	3	1
Ffoin3	M1	1	1	2	-1	1	2	2	1	1	2	-1	1	2	2	1	1	2	-2	1	2	2
	M3	1	1	1	0	1	2	1	1	1	1	-1	1	2	1	0	1	0	-2	0	2	0
	M4	0	1	2	0	0	2	2	-1	1	1	0	-1	2	1	-1	0	0	0	-1	1	0
Ffoin4	M1	0	0	0	2	1	1	1	0	0	0	2	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1
	M3	0	0	-1	3	1	1	0	0	0	-1	2	1	1	0	-1	0	-2	1	0	1	-1
	M4	-1	0	0	3	0	1	1	-2	0	-1	3	-1	1	0	-2	-1	-2	3	-1	0	-1
Fmix1	M1	1	2	1	-1	2	2	2	1	2	1	-1	2	2	2	1	2	1	-2	2	2	2
Fmix3Ge	M1	1	1	2	1	1	2	1	1	1	2	1	1	2	1	1	1	2	0	1	2	1
	M3	1	1	1	2	1	2	0	1	1	1	1	1	2	0	0	1	0	0	0	2	-1
	M4	0	1	2	2	0	2	1	-1	1	1	2	-1	2	0	-1	0	0	2	-1	1	-1
	M5	-1	-1	0	0	-1	0	-1	-1	-1	0	0	-1	0	-1	-1	-1	0	0	-1	0	-1
Fmix3Gep	M1	1	1	0	2	1	1	0	1	1	0	2	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0
	M3	1	1	-1	3	1	1	-1	1	1	-1	2	1	1	-1	0	1	-2	1	0	1	-2
	M4	0	1	0	3	0	1	0	-1	1	-1	3	-1	1	-1	-1	0	-2	3	-1	0	-2
	M5	-1	-1	-2	1	-1	-1	-2	-1	-1	-2	1	-1	-1	-2	-1	-1	-2	1	-1	-1	-2
Fmix3VL	M1	1	0	2	1	1	1	1	1	0	2	1	1	1	1	1	0	2	0	1	1	1
	M3	1	0	1	2	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	-1
	M4	0	0	2	2	0	1	1	-1	0	1	2	-1	1	0	-1	-1	0	2	-1	0	-1
Fmix3VLp	M1	1	0	0	2	1	1	0	1	0	0	2	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0
	M3	1	0	-1	3	1	1	-1	1	0	-1	2	1	1	-1	0	0	-2	1	0	1	-2
	M4	0	0	0	3	0	1	0	-1	0	-1	3	-1	1	-1	-1	-1	-2	3	-1	0	-2
Fpat1	P1	0	0	0	2	0	0	0	0	-1	0	1	0	-1	0	-1	-2	0	1	-1	-2	0
	P5	-1	-2	-2	1	-1	-2	-2	-1	-2	-2	1	-1	-2	-2	-2	-2	-2	1	-2	-2	-2
Fpat2	M1	2	2	2	-1	2	3	3	2	2	2	-1	2	3	3	2	2	2	-2	2	3	3
	P1	2	2	2	-1	2	3	3	2	1	2	-2	2	2	3	1	0	2	-2	1	1	3
	P5	1	0	0	-2	1	1	1	1	0	0	-2	1	1	1	0	0	0	-2	0	1	1
Fpat3	P1	2	2	3	-1	2	3	3	2	1	3	-2	2	2	3	1	0	3	-2	1	1	3
	P5	1	0	1	-2	1	1	1	1	0	1	-2	1	1	1	0	0	1	-2	0	1	1
Fpat5	P1	2	3	3	-1	3	3	3	2	2	3	-2	3	2	3	1	1	3	-2	2	1	3
	P5	1	1	1	-2	2	1	1	1	1	1	-2	2	1	1	0	1	1	-2	1	1	1

Tableau 6 : Détail des adéquations Fonctions parcellaires x Prairies par service écosystémique

L'indice d'adéquation est la soustraction entre service écosystémique observé et valeur attendue.

Types de prairies : M1à5 – prairies de fauches d'intensité de production décroissante ; P1 à P5 pâtures d'intensité de production décroissante ;

Fonctions d'appréciation : Fa1 à 5

A l'inverse, la fonction parcellaire Ffoin5, « du foin pour le lait sinon rien », cumulerait rapidement plusieurs inadéquations avec les niveaux de services fournis par les prairies, dès que les fonctions d'appréciation deviennent plus exigeants (M2 à M5). Très exigeante (plus de trois cycles de fauche, une fauche précoce, une importante quantité attendue), cette fonction parcellaire n'est pas utilisée par les agriculteurs choisis dans notre étude préliminaire.

3.3 Évaluation des attributions par les agriculteurs de fonctions parcellaires aux prairies

Un premier regard sur la proportion des prairies allouées de manières optimale ou sub-optimale par les agriculteurs (**Tableau 7**) révèle des différences entre agriculteurs, modifiées par la fonction d'appréciation choisie. Les fonctions d'appréciation sont les combinaisons des seuils définissant les classes 0, 1, 2 et 3 de services écosystémiques fournis. Sous la fonction d'appréciation *Fa1*, qui combine les seuils séparant les classes 1 et 2 et les classes 2 et 3 les plus bas (0,15 et 0,45), soit la « moins exigeante », cinq des six exploitations présentaient plus de 90 % de leurs surfaces dans des associations prairies x fonctions optimales ou quasi-optimales (« quasi-optimale » lorsqu'un unique service écosystémique fourni à un niveau inférieur au niveau attendu). Dans l'exploitation restante (EXPL6) 30 % des surfaces allouées le sont de façon sub-optimale. Les fonctions d'appréciation plus exigeants réduisent la proportion de surfaces optimales (gamme entre 16 % à 25 %, exception pour EXPL3, 42% et quasi-optimales (autour de 60 % des surfaces, à l'exception d'EXPL5 et EXPL3, >70 %).

Sous la fonction d'appréciation *Fa1*, les associations réalisées pour lesquelles le nombre d'inadéquations est le plus important sont des prairies extensives P5 attribuées à une fonction Fpat1 et des prairies extensives M5 attribuées à une fonction mixte FmixGe. Ces associations sont réalisées dans les exploitations EXPL3, EXPL4, et EXPL6, ainsi que EXPL5, respectivement. Notons que cette fonction parcellaire Fpat1 est, dans ces quatre cas, également associée à des prairies (P1) pour lesquelles elle est appropriée (**Tableau 6**).

Sous les fonctions d'appréciation plus exigeants (dès *Fa3*), l'ensemble des types de prairies (P1 comme P5) alloués à la fonction parcellaire Fpat1 fournissent des niveaux de quantité et de qualité inférieurs aux niveaux attendus, au premier cycle comme aux repousses.

Autre situation, les prairies de type M4, bien que détectées comme quasi-optimales pour la fonction d'appréciation peu exigeante (*Fa1*), fournissent un niveau de quantité de fourrage inférieur au niveau attendu pour les fonctions parcellaires Ffoin4 et Ffoin1 pour lesquels ce service est très attendu (**Tableau 6**).

Enfin, les fonctions parcellaires associées au pâturage extensif, qui traduisent des exigences faibles vis-à-vis de la qualité, la quantité et la précocité du fourrage, ont été décrites par un forte

attente vis-à-vis du niveau de souplesse d'utilisation, qui n'est jamais satisfait par les prairies auxquelles elles sont associées

A-

Modèle	EXPL1	EXPL2	EXPL3	EXPL4	EXPL5	EXPL6
<i>Fa1</i>	0,66	0,86	0,8	0,85	0,72	0,57
<i>Fa2</i>	0,21	0,38	0,5	0,29	0,39	0,25
<i>Fa3</i>	0,16	0,17	0,42	0,2	0,21	0,25
<i>Fa4</i>	0,16	0,17	0,42	0,2	0,21	0,25
<i>Fa5</i>	0,16	0,17	0,42	0,2	0,21	0,25

B-

Modèle	EXPL1	EXPL2	EXPL3	EXPL4	EXPL5	EXPL6
<i>Fa1</i>	1	0,98	0,93	0,92	0,99	0,7
<i>Fa2</i>	0,59	0,45	0,75	0,38	0,71	0,43
<i>Fa3</i>	0,59	0,45	0,75	0,38	0,71	0,41
<i>Fa4</i>	0,59	0,45	0,75	0,38	0,71	0,41
<i>Fa5</i>	0,59	0,45	0,75	0,38	0,69	0,41

Tableau 7 : Proportions des surfaces allouées de façon optimale (A-) ou quasi optimales (B-)

A- Proportion des surfaces de prairies allouées à des fonctions parcellaires pour lesquelles l'ensemble des services écosystémiques fournis correspondent aux niveaux attendus.

B- Proportion des surfaces de prairies allouées à des fonctions parcellaires pour lesquelles au maximum un des services écosystémiques est fourni à un niveau inférieur au niveau attendu.

EXPL1 à 6- Exploitations laitières numérotées de 1 à 6.

3.4 Effet de la fonction parcellaire sur la richesse spécifique des parcelles échantillonnées

La richesse spécifique était relativement bien expliquée par les types de prairies ($R^2=0,36$, voir **table 2** du **chapitre 3**). En revanche, l'inclusion des fonctions parcellaires dans les variables explicatives ne permettait pas d'améliorer les modèles linéaires avec la richesse spécifique comme variable expliquée et n'a pas été retenue.

4 Discussion

4.1 *Vigilances à apporter à l'interprétation des résultats*

Un premier point de vigilance concerne l'échelle des données primaires récoltées pour l'évaluation des services écosystémiques fournis et attendus. Les types de prairies ont été attribués *de visu* sur le terrain à chaque prairie individuellement, tandis que les fonctions parcellaires ont été dérivées des données sur les usages, renseignées lors des entretiens avec les agriculteurs, qui les fournissaient par blocs de parcelles (ensemble de parcelles ayant en principe un même usage) sans décrire les variations plus ou moins importantes (concernant les doses et dates d'application des apports en nutriments, par exemple) des pratiques appliquées aux parcelles individuelles. Une vérification des fonctions parcellaires semble nécessaire avant d'interpréter les appariements détectés comme fortement inadéquats.

Un second point de vigilance concerne le choix des indicateurs biophysiques et leur pertinence pour évaluer les fonctions parcellaires identifiées. Ansquer et al. (2004) proposent d'estimer la souplesse d'utilisation, définie comme la largeur de la fenêtre temporelle dans laquelle la quantité de biomasse produite est proche de son maximum, par l'abondance des graminées du type fonctionnel caractérisé par sa longue durée de vie des feuilles. (Duru et al. 2010b) en revanche, proposent dans une version ultérieure de la même approche d'utiliser comme indicateur de souplesse d'utilisation la diversité (indice de Simpson) des types fonctionnels de graminées. Il serait pour la suite intéressant de tester si, et dans quelles conditions, ces deux indices sont liés. L'étalement des dates de floraison permet également d'obtenir des plantes jeunes et donc du foin de qualité sur une période plus large (Duru et al. 2008).

Un troisième élément concerne l'estimation des valeurs de ces indicateurs. Faute de données (la campagne de mesure de variables biophysiques ne concernait initialement que le premier cycle de croissance), nous avons approximé les services écosystémiques fournis lors de la repousse par leur valeur lors du premier cycle (**Tableau 4**), en faisant l'hypothèse que les rangs seraient conservés dans le temps entre types de prairies. L'utilisation de modèles d'évolution de la végétation au cours de la saison de type Herb'sim (Duru et al., 2010a) pourrait améliorer cette estimation.

4.2 *Importance des fonctions d'appréciation dans l'évaluation de l'adéquation des appariements fonctions parcellaires x prairies*

Les cinq fonctions d'appréciation utilisées ici ont généré des disparités dans l'appréciation de l'adéquation des prairies aux fonctions parcellaires. L'adéquation des fonctions parcellaires à certaines prairies a été peu modifiée par le modèle choisi : c'est le cas des prairies fauche productive (M1), qui maximisaient les services écosystémiques de qualité, quantité et précocité, et restent adéquates aux fonctions parcellaires auxquelles elles sont attribuées quelle que soit la fonction

d'appréciation (**Tableau 6**). Seul le score d'inadéquation de la souplesse était renforcé par des fonctions d'appréciation plus exigeants. C'est le cas également de l'allocation des prairies de pâture (P1 et P5) aux fonctions parcellaires de pâtures extensives (Fpat2, 3 et 5), dont l'adéquation était peu modifiée par l'augmentation de l'exigence des fonctions d'appréciation ; ou encore de l'allocation des prairies de fauche moyenne équilibrée (M3) à une fonction parcellaire mixte « *du foin pour le lait et de l'herbe en été* » (Fmix3VLp et Fmix3Ge).

En revanche, l'évaluation de l'adéquation d'autres appariements prairies x fonctions parcellaires est très impactée par le choix des fonctions d'appréciation. C'est le cas de tous les appariements qui concernent le type de prairies de fauche moyenne équilibrée M4, dont le nombre d'inadéquations de la quantité, précocité, et qualité au premier cycle et à la repousse passe de 1 à 5 avec le passage aux modèles plus exigeants (**Tableau 8**). Cette augmentation est abrupte lorsque ce type de prairie est alloué à des fonctions parcellaires mixtes de fauche très précoce et pâturage de vaches laitières (Fmix3VLp) ou de fauche et de pâturage des génisses (Fmix3Ge), et plus progressive lorsqu'il est alloué à des fonctions parcellaires mixtes de fauche puis de pâturage des vaches laitières (Fmix3VL) ou de fauche très précoce puis de pâturage des génisses (Fmix3Gep) ou encore à une fonction de « *foin pour le lait* » (Ffoin4) (**Tableau 8**). C'est le cas également de l'allocation de prairies de pâtures intensives (P1) à des fonctions de pâture telles que « *le troupeau ne doit pas attendre l'herbe* » (Fpat1), pour lequel les scores d'inadéquation de la qualité puis de la quantité, très importantes pour cette fonction, augmentaient avec l'exigence des fonctions d'appréciation.

exploit	TYPE	Ffoin1	Ffoin2	Ffoin3	Ffoin4	Ffoin1	Ffoin5	Fmix1	Fmix2	Fmix3VL	Fmix3VLp	Fmix3Ge	Fmix3Gep	Fpat1	Fpat2	Fpat3	Fpat5
EXPLOIT1	M1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	M3	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-
	M4	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	P1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
EXPLOIT2	M1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
	M3	-	-	-	-	-	-	-	-	0	-	-	2	-	-	-	-
	M4	-	-	0	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	P1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	1	-	-
	P5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
EXPLOIT3	M1	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	-	-	-	-	-	-
	M3	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-
	M4	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	P1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-
	P5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	1	-	-
EXPLOIT4	M1	-	-	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-
	M3	-	-	0	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-
	M4	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	P1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-
	P5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	-	-	-
EXPLOIT5	M1	0	-	1	-	-	-	1	-	0	-	0	-	-	-	-	-
	M3	0	-	0	-	-	-	-	-	0	2	0	-	-	-	-	-
	M4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-
	M5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-
	P1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	1	-	-
	P5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
EXPLOIT6	M1	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	M3	-	0	-	1	-	-	-	-	-	2	-	2	-	-	-	-
	M4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	-	0	-	-	-	-
	P1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-
	P5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	-	-	-

Tableau 8 : Nombre d'inadéquations pour les appariements réalisés par les exploitants

Les inadéquations correspondent à des indices d'adéquations < 0 . Le nombre d'inadéquations est calculé sur les 7 valeurs d'usages.

Types de prairies : M1 à 5 – prairies de fauches d'intensité de production décroissante ; P1 à P5 pâtures d'intensité de production décroissante

Fonction d'appréciation : Fa 1, 3, 5 (voir page suivante)

exploit		Type	Ffoin1	Ffoin2	Ffoin3	Ffoin4	Ffoin1.4	Ffoin5	Fmix1	Fmix2	Fmix3VL	Fmix3VLp	Fmix3Ge	Fmix3Gep	Fpat1	Fpat2	Fpat3	Fpat5	Type																	
		Fa3																																		
EXPL1		M1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	M1	
		M3	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-		-	-	1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	M3	
		M4	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	M4	
		P1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	P1	
EXPL2		M1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	M1	
		M3	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	2	-	-	-	-		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	M3	
		M4	-	-	2	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		-	-	2	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	M4	
		P1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	1	-	-		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	1	-	-	P1
EXPL3		P5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	P5	
		M1	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	-	-	-	-	-	-		-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	-	-	-	-	M1	
		M3	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-		-	1	1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	M3	
		M4	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	M4	
EXPL4		P1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	P1	
		P5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	1	-	-		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	1	-	-	P5
		M1	-	-	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-		-	-	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	M1	
		M3	-	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-		-	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	M3	
EXPL5		M4	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	M4	
		P1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	P1	
		P5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	-	-	-		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	-	-	P5	
		M1	1	-	1	-	-	-	1	-	0	-	0	-	-	-	-	-		1	-	1	-	-	-	1	-	0	-	0	-	-	-	-	M1	
EXPL6		M3	1	-	1	-	-	-	-	-	1	2	1	-	-	-	-	-		2	-	1	-	-	-	-	1	2	1	-	-	-	-	-	M3	
		M4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-		-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-	M4		
		P1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	1	-	-		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	1	-	-	P1	
		P5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	P5	
EXPL7		M1	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	M1	
		M3	-	1	-	3	-	-	-	-	-	2	-	2	-	-	-	-		-	1	-	3	-	-	-	-	2	-	2	-	-	-	-	M3	
		M4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	4	-	-	-	-		-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	4	-	-	-	-	M4	
		P1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-	P1	
	P5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	-	-	-	-		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	-	-	-	P5	

Le regard global sur les surfaces allouées de façon optimale ou sub-optimale était également modifié par le modèle d'appréciation. La proportion de surfaces allouées de façon optimale chutait d'un facteur 2 (EXPL3, EXPL6), à plus de 4 (EXPL2, EXPL4) (**Tableau 7**). Ces différences étaient reliées aux différents appariements effectués par les exploitants. Les exploitations EXPL2 et EXPL4 étaient les exploitations avec les plus faibles surfaces et la plus faible diversité de types de prairies allouées aux fonctions parcellaires mixtes de fauche précoce ou très précoce suivie de pâturage par les vaches laitières ou les génisses. Il serait intéressant de tester si cette différence de sensibilité aux fonctions d'appréciation correspond effectivement à des différences dans l'exigence des agriculteurs vis-à-vis des valeurs d'usage fournies par leurs prairies, d'une part, ou à des différences dans le lot de prairies (diversité des types de prairies, composition du lot, structuration spatiale...) qui composent leurs exploitations et influencent l'organisation du travail, d'autre part. L'élargissement de ce travail à l'ensemble des 28 exploitations présentes sur les communes d'Autrans et Méaudre sera l'occasion de tester cette seconde hypothèse.

4.3 Vers l'inclusion d'autres services écosystémiques pertinents pour le diagnostic des systèmes fourragers

Dans cette approche centrée sur les services écosystémiques des prairies, nous n'avons pas intégré la richesse spécifique en tant que telle. Celle-ci n'est en effet pas incluse dans les descriptions des fonctions parcellaires de Fleury et al. (1995), dont aucun élément ne pouvait être interprété comme une attente en termes de biodiversité des prairies. Dans le contexte de mesures incitatives visant au rapprochement des préoccupations agricoles et environnementales comme les mesures agro-environnementales « Prairies Fleuries » et du développement d'une agriculture « à haute valeur naturelle », il est envisageable de voir une telle attente émerger chez certains agriculteurs. De la même façon, si pour ces systèmes d'élevage les fonctions parcellaires sont assez bien décrites par les quelques services écosystémiques utilisés ici, d'autres enjeux pourraient apparaître en cas d'orientation vers des systèmes de polyculture-élevage avec une plus grande proportion de surfaces cultivées. Dans des systèmes mixtes de polyculture-élevage, en effet, les prairies permettent de lutter contre l'érosion des sols découlant des cultures mono-spécifiques, et favorisent la régénération des stocks de matière organique du sol et d'une fertilité du sol (Wilkins 2008).

Enfin, lors d'entretiens (Dobremez et al. 2012) les éleveurs ont évoqué des attentes vis-à-vis d'autres services écosystémiques, en particulier du service de régulation des mammifères ravageurs (taupes et campagnols). Les facteurs qui influencent ce service écosystémique sont liés à des structures et fonctions du paysage et leur évaluation nécessite un autre cadre de diagnostic que le cadre proposé ici.

4.4 Exploitation de l'adéquation entre niveaux fournis et attendus de services écosystémiques dans les diagnostics de système fourrager et les démarches d'intensification écologique de l'agriculture

La démarche d'*intensification écologique de l'agriculture*, définie comme « l'ensemble des processus de transformation des écosystèmes de production vers l'obtention de rendements supérieurs, associés à une diminution du forçage des agro-écosystèmes », met un fort accent sur l'usage des services écosystémiques comme intrants de production (Griffon 2009). Les marges de manœuvre existantes dans l'usage optimal théorique des services écosystémiques fournis par les prairies pourrait être bien illustrées par notre indice d'adéquation entre fonctions parcellaires et prairies auxquelles ces fonctions parcellaires sont allouées.

Paetzold, Warren et Maltby (2010) utilisent un rapport entre le niveau de services écosystémiques fourni et le niveau de services écosystémiques attendu qu'ils interprètent de la même manière que la soustraction utilisée ici ou par Burkham et al. (2012) : ils séparent des situations où la demande dépasse la fourniture ($R < 1$) et des situations où la fourniture excède la demande ($R > 1$). Ils interprètent ces secondes situations comme une zone tampon, une capacité à absorber des fluctuations de demande. Dans notre cas, une fluctuation de demande correspondrait par exemple à un changement de la fonction parcellaire attribuée aux prairies, par exemple, en vue d'une meilleure exploitation des niveaux de services écosystémiques fournis par les prairies.

Notre évaluation de l'adéquation par service écosystémique permet en effet de repérer les prairies qui fournissent de plus hauts niveaux de services écosystémiques que la fonction parcellaire actuellement allouée ne le nécessiterait si l'on s'en tient à l'attente moyenne définie à dire d'expert. Cette évaluation peut être mobilisée dans le cadre d'une analyse du système fourrager pour discuter des allocations de prairies aux différentes fonctions parcellaires en réponse à l'objectif global de l'agriculteur (Fleury et al. 1995), sachant que l'analyse des systèmes fourragers inclut également une évaluation du fonctionnement fourrager, c.à.d. des relations entre les surfaces prairiales, les contraintes de structure du parcellaire, les contraintes de gestion de la production fourragère et de son utilisation par les troupeaux et enfin les contraintes d'organisation du travail dans le cadre d'un projet de production pour le système d'élevage (Fleury et al. 1995).

5 Remerciements

Nous remercions chaleureusement tous les agriculteurs pour le temps accordé à la réalisation des entretiens, ainsi que les personnes qui se sont mobilisées pour les réaliser : S. Madelrieux, M. Terrier, A. Havet, C. Chazoule, P. Fleury, J. Godet, A. Marin et C. Sérès.

Cette étude a été financée par l'ANR SYSTERRA-MOUVE et une bourse de thèse ministérielle, et les auteurs déclarent n'avoir été exposé.e.s à aucun conflit d'intérêt.

6 Références

- Ansquer, P., Theau, J.-P., Cruz, P., Viegas, J., Haj Al Khaled, R., & Duru, M. (2004). Caractérisation de la diversité fonctionnelle des prairies à flore complexe: vers la construction d'outils de gestion. *Fourrages*, 353–368.
- Ansquer, P. (2006). Caractérisation agroécologique des végétations prairiales naturelles en réponse aux pratiques agricoles. Apports pour la construction d'outils de diagnostic.
- Ansquer, P., Al Haj Khaled, R., Cruz, P., Theau, J.-P., Therond, O., & Duru, M. (2009). Characterizing and predicting plant phenology in species-rich grasslands. *Grass and Forage Science*, 34, 57–70.
- Benistant, E. (2013). Diversité des fonctionnements fourrages des exploitations du val d'Autrans dans le Vercors : exploration du lien entre leurs modes de gestion des prairies et les types de prairies utilisées. Rapport de stage ENSAT - IRSTEA - MOUVE. 169p.
- Burkhard, B., Kroll, F., Nedkov, S., & Müller, F. (2012). Mapping ecosystem service supply, demand and budgets. *Ecological Indicators*, 21, 17–29.
- Bigot, S., & Rome, S. (2010). Contraintes climatiques dans les Préalpes françaises: évolution récente et conséquences potentielles futures. *EchoGéo*, 14.
- Bonneviale J.R., Jussiau R., Marshall E., 1989. Approche globale de l'exploitation agricole. Comprendre le fonctionnement de l'exploitation agricole : une méthode pour la formation et le développement. I.N.R.A.P. Dijon, document INRAP n° 90, 329 p.
- Bravard, A. H., Fournier, Y., & Gidon, D. M. and Monjuvent G. (1978). Carte géologique à 1/50000, feuille de Grenoble. Tech. rept. BRGM Ed.
- Burkhard, B., Petrosillo, I., & Costanza, R. (2010). Ecosystem services—bridging ecology, economy and social sciences. *Ecological Complexity*, 7, 257–259.

- Camacho O., Dobremez L., Capillon A., 2008. Des broussailles dans les prairies alpines : organisation spatiale de l'activité et pratiques des éleveurs en vallée d'Abondance (Haute Savoie, France). *Revue de Géographie Alpine*, 96(3), 77-100.
- Chevassus-au-Louis, B., Salles, J. M., & Pujol, J. L. (2009). Approche économique de la biodiversité et des services liés aux écosystèmes. Contribution à la décision publique. April.
- Crossman, N. D., Burkhard, B., Nedkov, S., Willemen, L., Petz, K., Palomo, I., ... Maes, J. (2013). A blueprint for mapping and modelling ecosystem services. *Ecosystem Services*, 4, 4–14.
- Cruz, P., De Quadros F.L.F., Theau J.-P., Frizzo A., Jouany C., Duru M., and Carvalho P.C.F. (2010) Leaf Traits as Functional Descriptors of the Intensity of Continuous Grazing in Native Grasslands in the South of Brazil. *Rangeland Ecology & Management*, 63, 350-358.
- Daily, G. C., Alexander, S., Ehrlich, P. R., Goulder, L., Lubchenko, J., Matson, P. A., ... Woodwell, G. M. (1997). Ecosystem services: benefits supplied to human societies by natural ecosystems. *Issues in Ecology*, 2, 1–16.
- de Groot, R., Fisher, B., Christie, M., Aronson, J., Braat, L., Haines-Young, R., ... Shmelev, S. (2009). The Economics of Ecosystems and Biodiversity : The Ecological and Economic Foundations (TEEB D0) Integrating the ecological and economic dimensions in biodiversity and ecosystem service valuation.
- Dobremez, L., Borg, D., Madelrieux, S., Nettier, B., Terrier, M., Chazoule, C., Fleury, P., Godet, J., Marin, A., Pauthenet, Y., Sérès, C., Havet, A. (2012). Attentes des acteurs sur l'élevage dans le Parc naturel régional du Vercors. ANR-Systerra-Mouve. 16p.
- Duru, M., Cruz, P., & Magda, D. (2008). La conduite des couverts prairiaux, source de flexibilité. L'élevage en mouvement. Flexibilité et adaptation des exploitations d'herbivores (B. Dedieu, E. Chia, B. Leclerc, CH Moulin & M. Tichit), 57-72.
- Duru, M., Cruz, P., Martin, G., Theau, J. P., Charron-Moirez, M. H., Desange, M., ... & Zerourou, A. (2010a). Herb'sim: un modèle pour raisonner la production et l'utilisation de l'herbe. *Fourrages*, 201, 37-46.
- Duru M., Cruz P., Theau J.-P.. (2010b) A simplified method for characterizing agronomic services provided by species-rich grasslands. *Crops and Pastures*, 61, 420-433.
- Fleury, P., Dubeuf, B., & Jeannin, B. (1995). Un concept pour le conseil en exploitation laitière: le fonctionnement fourrager. *Fourrages*, 141, 3–18.
- Fleury, P., Dubeuf, B., & Jeannin, B. (1996). Forage management in dairy farms: a methodological approach. *Agricultural Systems*, 52(213).

- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., ... Toussaint, J.-P. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85(9), 2630–2637.
- GIS Alpes du Nord. (2002). Les prairies de fauche et de pâture des Alpes du Nord. Fiches techniques pour le diagnostic et la conduite des prairies. Groupement d'intérêt scientifique des Alpes du Nord, Chambéry.
- Gos, P., & Lavorel, S. (2012). Stakeholders' expectations on ecosystem services affect the assessment of ecosystem services hotspots and their congruence with biodiversity. *International of Biodiversity Science, Ecosystem Services & Management*, 8(1-2), 93–106.
- Gould, K. A., Pellow, D. N., & Schnaiberg, A. (2004). Interrogating the Treadmill of Production Everything You Wanted to Know about the Treadmill but Were Afraid to Ask. In Madison symposium on the Treadmill of Production (pp. 1–47).
- Haines-Young, R. H., & Potschin, M. (2010). The links between biodiversity, ecosystem services and human well-being. In D. Raffaelli/C. Frid (Hg.) *Ecosystem Ecology: a new synthesis*. BES Ecological Reviews Series. Cambridge: Cambridge University Press (iE) (pp. 111–139).
- Jeannin, B., Fleury, P., & Dorioz, J. (1991). Typologie des prairies d'altitude des Alpes du Nord: méthode et réalisation. *Fourrages*, 128, 379–396.
- Laliberté, E., and P. Legendre (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91, 299-305.
- Laliberté, E. and B. Shipley. (2011). FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package version 1.0-11.
- Landais, E., Deffontaines J.P., 1988. Les pratiques des agriculteurs. Point de vue sur un courant nouveau de la recherche agronomique. *Etudes Rurales*, 109, 25-158.
- Lasseur, R. (2012). Caractéristiques des dynamiques paysagères du Vercors. Rapport de stage Master 1 Biologie Ecologie Environnement LECA - UJF. 26p.
- Lefebvre J. (2012). Cartographies et Guide méthodologique pour l'élaboration d'une cartographie de la mosaïque paysagère et du suivi de son évolution. ANR-Systerra-Mouve. 131p.
- Lemaire, G. & Gastal, F. 1997 N uptake and distribution in plant canopies. Diagnosis on the nitrogen status in crops ed. G. Lemaire, pp. 3-44. Springer-Verlag, Heidelberg, Germany.

- Le Roux, X., Barbault, R., Baudry, J., Burel, F., Doussan, I., Garnier, E., Herzog, F., Lavorel, S., Lifran, R., Roger-Estrade, J., Sarthou, J.-P. & Trommetter, M. (2009) Agriculture et biodiversité: Valoriser les synergies. Quae editions, Paris.
- Maitre d'Hôtel, E., & Pelegrin, F. (2012). Les valeurs de la biodiversité : un état des lieux de la recherche française.
- Martín-López, B., Gómez-Baggethun, E., García-Llorente, M., & Montes, C. (2013). Trade-offs across value-domains in ecosystem services assessment. *Ecological Indicators*. (in press).
- MEA. (2005). Living Beyond Our Means - Natural assets and human well-being - Statement from the Board. Millenium Ecosystem Assessment - World Health. 28p.
- Méral, P. (2012). Le concept de service écosystémique en économie : origine et tendances récentes. *Natures Sciences Sociétés*, 20, 3–15.
- Paetzold, A., Warren, P. H., & Maltby, L. L. (2010). A framework for assessing ecological quality based on ecosystem services. *Ecological Complexity*, 7, 273–281.
- Pirard, R., Billé, R., & Sembrés, T. (2010). Upscaling Payments for Environmental Services (PES): Critical issues. *Tropical Conservation Science*, 3(3), 249–261.
- R Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Seppelt, R., Fath, B., Burkhard, B., Fisher, J. L., Grêt-Regamey, A., Lautenbach, S., ... Van Oudenhoven, A. P. E. (2012). Form follows function? Proposing a blueprint for ecosystem service assessments based on reviews and case studies. *Ecological Indicators*, 21, 145–154.
- UMR PACTE & UMR LECA. (2010). Approches multi-échelles de la dynamique post-culturelle des écosystèmes prairiaux dans la Réserve Naturelle des Hauts Plateaux du Vercors en vue de l'élaboration d'un modèle prédictif. Rapport pour le Conseil Général de l'Isère. Direction de l'aménagement des territoires - Service de l'environnement
- Wilkins, R. J. (2008). Eco-efficient approaches to land management: a case for increased integration of crop and animal production systems. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 363, 517–25.
- Zhang, W., Ricketts, T. H., Kremen, C., Carney, K., & Swinton, S. M. (2007). Ecosystem services and dis-services to agriculture. *Ecological Economics*, 64, 253–260.

DISCUSSION GENERALE

DISCUSSION GENERALE

1 Synthèse

1.1 Modélisation des services écosystémiques de la parcelle ...

Nous avons montré dans le chapitre dédié à la modélisation des services des écosystèmes sur les prairies (chapitre 2) les liens entre traits moyens des communautés et propriétés des écosystèmes. Plusieurs études ont mis en évidence ces relations sur les prairies des Alpes Centrales (Díaz et al. 2007, Lavorel et al. 2011, Grigulis et al. 2013). Dans notre étude comme dans les leurs, l'inclusion des variables abiotiques et des traits des plantes augmentait le pouvoir de prédiction des modèles pour la biomasse et la digestibilité. Le pourcentage de variation expliqué par nos modèles était globalement inférieur aux modèles réalisés sur les autres terrains, que ce soient les modèles expliquant les propriétés par l'usage des terres ou les modèles complets. Pour exemple, la biomasse était faiblement prédite par la hauteur végétative dans notre étude ($R^2 = 0,18$), alors qu'elle était bien prédite par la capacité de rétention du sol, la hauteur végétative et la teneur en azote des feuilles dans les modèles précédents ($R^2 = 0,49$, Lavorel et al. 2011).

Une difficulté de notre site d'étude a été la finesse des différences entre types de prairies, en comparaison des types tranchés issus de trajectoires bien marquées qui existent sur le site du Lautaret. Le gradient environnemental réduit était moins propice à l'identification de différences significatives de composition fonctionnelle des prairies (Duru et al. 2012). En particulier, si la richesse spécifique répondait bien aux différents types de prairies, la biomasse et la digestibilité y répondaient peu ($R^2 = 0,11$) et étaient plus pertinemment décrits sous forme de gradients. Cette difficulté à modéliser la biomasse sur pied peut être rapprochée de la faible variation entre parcelles, et de la décorrélation observée sur le plateau entre biomasse sur pied et fertilité (que ce soient les indices de nutrition d'azote, de phosphore ou l'azote total du sol), contraire à toutes les études publiées jusqu'ici (Garnier et al. 2007, Ansquer et al. 2009, Lavorel et al. 2011, Grigulis et al. 2013, entre autres).

Par ailleurs, les types de prairies n'expliquaient que 5 % des pratiques, ce qui indique qu'une large gamme de pratiques était associée à chaque type de prairie (Benistant, 2013), et que les variations de propriétés sont probablement à rechercher parmi celles-ci. Une analyse plus détaillée de l'effet des pratiques de fertilisation (organique ou minérale, dates et quantités épandues), du chargement des prairies de pâture et des dates de fauche serait sans doute nécessaire à une meilleure

compréhension des variations des propriétés des prairies fourragères. De plus, les études précédentes exploitaient des données temporelles permettant de retracer les trajectoires d'usages des prairies, qui structurent fortement les communautés végétales (Lavorel et al. 2011). Enfin, nous nous sommes restreints aux mesures de biomasse sur pied au moment de la première coupe, et une estimation de la production annuelle de biomasse aurait peut-être montré une plus grande variabilité entre les prairies. Une analyse « idéale » nécessiterait d'avoir accès à une quantité importante d'informations sur les pratiques et de mettre en place un plan d'échantillonnage incluant un nombre important de paramètres, ce qui en augmenterait rapidement les difficultés.

Nous avons pu établir l'importance relative de l'usage des terres, du sol et de traits fonctionnels dans l'explication des variations des propriétés des écosystèmes suivis. Sur l'ensemble du territoire comme sur le plateau, les variations du jeu de propriétés écosystémiques étaient expliquées principalement par les effets combinés / interactifs de l'usage des terres et des traits des communautés, puis par les effets spécifiques du sol, de l'usage et des traits. Ces résultats appellent à l'intégration de données sol et de modèles écologiques dans les modélisations de services des écosystèmes (Lavorel et al. 2011). Malheureusement, ces dernières sont peu disponibles en dehors de campagnes de terrain. Nous avons par exemple testé l'inclusion des types de sédiments constituant le substrat géologique de la zone dans l'explication des variables sols et des propriétés écosystémiques, sans succès. De même, la date de fauche ou de mise à l'herbe est ressortie comme un facteur important, mais n'était pas disponible sur l'ensemble des prairies du plateau.

1.2 ... au paysage ...

L'étape de cartographie à partir de la seule carte des types de végétation nous a contraints à utiliser les valeurs moyennes par types et à perdre toute la variation intra-type. Les cartes de propriétés écosystémiques sur lesquelles nous avons travaillé représentent *a minima* un potentiel des couverts végétaux, mais pas la valeur réellement obtenue par les agriculteurs, qui dépend de facteurs supplémentaires en particulier de la date d'usage.

En effet, en accord avec l'influence dominante du stade phénologique sur la digestibilité des graminées (voir la revue des facteurs influençant la digestibilité par Ansquer 2006), la digestibilité du fourrage était fortement influencée par la date de fauche, par ailleurs elle-même liée à la capacité de rétention en eau du sol. La richesse spécifique était également influencée par la capacité de rétention en eau du sol, sans que nous ayons pu corrélérer cette dernière à des facteurs utiles à la cartographie.

Les services écosystémiques sélectionnés s'expriment à l'échelle de la parcelle. Compte-tenu des contraintes sus-citées, l'étude de leur distribution spatiale a donc résulté en une étude de la distribution spatiale des types de prairies. Nous avons décrit des gradients entre i) des zones à

dominante de prairies peu productives, situées plutôt sur les coteaux du plateau, dans des zones contenant une plus faible hétérogénéité de types de prairies, et ii) des zones à dominante de prairies productives, situées sur les zones plates donc plus proches des cours d'eau, contenant une plus grande diversité de types des prairies (M1, M2, M3, M4, P1) et plus fréquemment associées à des terres labourées.

Mais le niveau d'organisation du paysage est aussi l'occasion de discuter des services écosystémiques émergeant des structures et processus paysagers. Comme évoqué au chapitre III ces structures et processus ont un impact sur les déplacements d'organismes et les assemblages des communautés. Nous avons envisagé au début du projet des mesures de diversité spécifique d'arthropode et de pression de prédation sur des larves d'insectes, qui nous auraient fourni une mesure de biodiversité et une estimation du contrôle biologique, un service écosystémique théoriquement associés à la structure et la fonctionnalité du paysage. A défaut, nous avons testé l'effet du paysage sur la richesse spécifique végétale. Sur le territoire étudié, la richesse spécifique était principalement expliquée par le type de prairie ; la connectivité aux lisières et aux zones humides, des habitats considérés comme des sources potentielles d'espèces, ne permettait pas d'expliquer les variations à l'intérieur des types.

1.3 ... et aux fonctionnements des exploitations agricoles

L'évaluation des services écosystémiques est décrite comme un outil d'aide à la décision. Les prairies du plateau de Méaudre sont avant tout l'objet de choix d'usages par les agriculteurs, et il nous a semblé pertinent de proposer une manière d'intégrer cet outil aux outils de diagnostic des fonctionnements fourragers. Ce rapprochement nous a semblé légitime en considérant que les valeurs d'usages utilisées pour décrire les fonctions parcellaires pouvaient être traduites en services écosystémiques. Pour cette étude, nous avons mobilisé une approche encore peu développée d'évaluation de niveaux de services écosystémiques fournis et attendus, et de calcul de leur différence, que nous avons exploitée ici comme une adéquation des appariements « prairies x fonctions ». Cette même différence est exploitée comme un « budget » par Burkhard et al. (2012) dans un exercice différent de comparaison de l'énergie consommée et produite sur une région d'Allemagne.

Nous avons pu identifier des parcelles allouées à des fonctions parcellaires qui nécessitent des niveaux de services a priori supérieurs aux niveaux de services écosystémiques fournis, et inversement des prairies qui fournissent des niveaux de services écosystémiques qui permettraient de remplir une fonction parcellaire plus productive ou plus exigeante que la fonction qui y est actuellement appliquée. Une fois identifiées et vérifiées, ces inadéquations doivent être discutées au sein du contexte de l'exploitation, c'est-à-dire en intégrant les contraintes de structure et

d'organisation du travail qui lui sont propres. La tâche T4.4 du projet MOUVE, l'analyse de scénarios d'intensification écologique, sera l'occasion d'approfondir ces résultats en les mettant plus en perspective du fonctionnement des exploitations.

A partir de quelle valeur considérer qu'un service est fourni par une prairie ? A partir de quelle valeur considérer qu'un service est fourni à un niveau insuffisant, correct, exceptionnel ? L'approche anthropocentrée des évaluations des services écosystémiques nous a amené par deux fois à ces questions de perception des services écosystémiques. Dans les deux cas (chapitres 1 et 4), nous avons fait varier des valeurs de seuils arbitraires pour définir ces niveaux de services écosystémiques et nous avons montré l'influence de ces choix sur l'évaluation de la fourniture de services écosystémiques par les prairies. Ces modèles d'appréciation varient selon les services et les personnes interrogées (Quétier et al. 2009), et nous avons choisi des combinaisons de seuils pour illustrer des points de vue emblématiques d'agriculteur, de touriste et d'acteur de la conservation. Pour un même jeu de services écosystémiques, le paysage des services écosystémiques fournis était fortement influencé par les représentations-types.

Dans les deux cas, notre approche a consisté à faire varier les seuils selon les quartiles des distributions des valeurs de services écosystémiques, pour en montrer l'impact sur les représentations obtenues des paysages des services écosystémiques fournis. Dans le cadre de discussions avec les agriculteurs du plateau concernant les marges de manœuvre disponibles pour des intensifications écologiques de leurs pratiques, ces seuils pourraient être définis en utilisant des valeurs réelles illustrant la pluralité des points de vue existants. D'une manière générale, dès lors que les évaluations des services écosystémiques dépendent de représentations de leur importance, elles sont appelées à être réalisées avec les parties concernées (Seppelt et al. 2012, et C.2 ci-après) et à intégrer l'hétérogénéité des perceptions (Díaz et al. 2011).

2 Lien de ces travaux avec l'intensification écologique

2.1 Exploitation du potentiel des prairies du plateau

La faiblesse des variations de biomasse expliquées par nos modèles pénalise la réflexion sur des voies d'intensification écologique des pratiques d'élevage prise dans un sens strict d'une augmentation de la production de fourrage. En revanche, nos études ont mis en évidence des variations de la qualité du fourrage, qui est un autre facteur intéressant d'intensification écologique, si l'on considère les gains de production de lait qu'elle permet. L'articulation de ces deux facteurs permet d'apporter des éléments au débat « prairies temporaires versus prairies permanentes ». Si les prairies temporaires (M1) ont des rendements légèrement supérieurs aux prairies permanentes, la

faible différence avec les prairies permanentes les plus productives (M3) (différence de moins d' 1 t/ha de matière sèche) est à mettre en regard des coûts de leur maintien, d'autant plus que ces prairies temporaires ont montré une très importante variation de qualité et un gain moyen très modéré de qualité par rapport aux prairies permanentes les plus productives.

Nous avons observé que du fait de la faible gamme de variation des communautés végétales sur le plateau, la date de fauche est le facteur qui explique le plus de variation de la digestibilité. C'est donc principalement ce facteur que les agriculteurs peuvent être invités à faire varier pour obtenir la qualité de fourrage voulue.

Les stocks de matière organique étaient fortement dépendants des conditions du sol (43% sur 55% de variation expliqués par le modèle total), et en particulier négativement corrélés à la densité apparente du sol. Celle-ci étant classiquement associée à la pression de pâturage, il pourrait être pertinent d'approfondir cette relation pour identifier des pratiques favorables ou défavorables au maintien des stocks de matière organique, considérés comme un indicateur de qualité des sols.

La diversité végétale des prairies était globalement élevée. Même les prairies temporaires abritaient une vingtaine d'espèces. Il est intéressant de noter qu'au sein des prairies de fauche de type extensif (M4, M5), la richesse spécifique augmente avec le recyclage des nutriments (exprimé par le rapport entre bactéries et champignons) alors qu'elle diminue lors que ce rapport augmente dans les prairies de pâtures intensives (P1), en accord avec les modèles qui décrivent l'évolution de la richesse spécifique en fonction de l'intensification de la production par une courbe en cloche (Leroux et al. 2008).

Les prairies les plus riches en espèces (des pâtures à vaches laitières) comptabilisaient jusqu'à un quart des 213 espèces recensées sur les prairies du plateau. Cependant, plus de la moitié de ce 'pool' régional d'espèces de prairies participait à moins de 20 % de la biomasse des prairies. Si cette biodiversité « ordinaire » des prairies est valorisée par des subventions comme les concours « prairies fleuries », ces dernières abritent aussi des espèces patrimoniales. Nous avons en effet retrouvé des espèces protégées sur les parcelles (par exemple *Pseudorchis albida*) et hors des parcelles (par exemple *Lilium martagon*).

2.2 Importance du paysage dans les scénarios d'intensification écologique ?

Le choix de l'usage des prairies répond avant tout à des contraintes d'utilisation. La pente (qui détermine la mécanisation des parcelles) est un facteur important entre prairies attribuées à la fauche et à la pâture. La distance aux structures de traite conditionne la localisation de pâtures pour les vaches laitières, mais l'utilisation de matériel de traite mobile permet de s'en affranchir (Benistant 2013). Un test de Moran indique que les parcelles sont regroupées en îlots ($Z = 17$, $p < 0,001$), et ce quel que soit le type d'usage (on ne peut pas distinguer les différents types de

prairies sur la base de la distance moyenne des parcelles à leur plus proche voisin de même type), ce que traduit également la description par îlots des fonctions parcellaires par les agriculteurs. Le regroupement des parcelles en îlots de même usage répond également à des contraintes d'organisation du travail. Cette structuration spatiale peut également être influencée par l'histoire des exploitations, les héritages et les échanges de parcelles entre agriculteurs (non renseignés ici). L'ensemble de ces contraintes sur la configuration spatiale de l'usage des parcelles explique l'effet de la pente sur les valeurs moyennes de richesse spécifique et de quantité et qualité de fourrage produit (chapitre II).

Aucun effet supplémentaire du paysage n'a été détecté sur la richesse spécifique végétale. Malgré le regroupement en îlots, les parcelles restent proches des prairies des autres types : les parcelles temporaires (M1), notamment, sont en moyenne à une distance de 170m à 300m de l'ensemble des types de prairies. Cette proximité entraîne un fort potentiel de colonisation par des espèces des prairies permanentes, « sources » de biodiversité. Il semble ainsi qu'il y ait peu de possibilités d'augmenter la connectivité entre prairies d'une part et les niveaux de richesse spécifique d'autre part par des modifications de la structure du paysage, le paysage étant déjà caractérisé par une mosaïque à grain fin, favorable à la biodiversité.

Les ravages causés par les campagnols sur le plateau en 2012 et 2013 posent cependant la question de la régulation biologique (un service écosystémique souvent associé à la fonctionnalité du paysage) et des facteurs qui favorisent ou freinent leur pullulation. Les deux premiers facteurs évoqués sont cependant des pratiques sur les parcelles : le labour, par lequel sont détruites les galeries, est évoqué comme un frein hypothétique à leur pullulation ; l'abondance des légumineuses dans les prairies temporaires favoriserait au contraire leur développement. Enfin, l'hétérogénéité du paysage et des types de prairies est évoqué comme un facteur ralentissant leur progression. Cependant la compréhension des dynamiques des populations de ces ravageurs reste approximative, et ces hypothèses auraient besoin d'être validées par des tests dans les conditions locales. La lutte contre ce ravageur générera peut-être des changements de pratiques autour des prairies temporaires, et, s'ils sont avérés, des modifications dans le paysage.

2.3 Scénarios d'intensification écologique des exploitations

Nous avons identifié des appariements « prairies x fonction parcellaire » pour lesquels le niveau a priori attendu était en deçà du niveau fourni. Ces prairies pourraient théoriquement être mieux valorisées par une autre fonction parcellaire. Dans le contexte agricole de ce plateau, une voie d'intensification écologique des pratiques d'élevage pourrait reposer sur la mise en adéquation des services écosystémiques fournis par les prairies et leur utilisation au sein des exploitations agricoles,

en vue de répondre d'une part aux objectifs d'autonomie fourragère et de maintien d'une certaine production de lait, et d'autre part au maintien de hauts niveaux de biodiversité.

L'évaluation de l'adéquation entre niveau de services écosystémiques fournis et niveau attendu pour satisfaire la fonction parcellaire attribuée à la prairie sera de fait intégrée dans une analyse de scénarios d'intensification écologique (tâche T4.4 du projet MOUVE.). L'analyse exploitera les deux profils de logiques d'exploitation qui ont émergé des entretiens : i) augmenter la proportion de prairies temporaires pour accroître la productivité et garantir une autonomie fourragère, et ii) exploiter une diversité de prairies pour garantir le maintien de la biodiversité et garantir une résilience élevée face aux aléas climatiques. Nous projetterons les changements d'usage des prairies au sein de l'exploitation vers une proposition de ce à quoi pourrait mener le développement de la logique auquel l'agriculteur souscrit. Ainsi les prairies des zones plates seront candidates à la transformation en prairies temporaires pour les exploitations appartenant au premier profil, les surfaces pâturées étant déplacées si besoin, tandis qu'au sein des exploitations du second profil les surfaces retournées seront limitées à celles existantes. Des changements d'attribution de fonction parcellaire seront proposés pour certaines prairies dans l'objectif d'optimiser l'adéquation entre niveaux de services écosystémiques attendus et fournis. Nous exploiterons l'information des besoins en fourrage de différentes qualités nécessaires à l'alimentation des bovins à différents stades de développement pour contraindre les transformations modélisées par l'objectif d'autonomie fourragère. L'analyse aura pour objectif d'évaluer les conséquences sur les services écosystémiques hors production (richesse spécifique, stock de matière organique dans le sol) de ces transformations. Notons cependant que les orientations vers de l'intensification écologique nécessitent probablement, outre des changements d'usage des terres et des communautés végétales des prairies, d'autres choix concernant l'alimentation du bétail et la part de fourrage engrangé dans l'alimentation du troupeau, ainsi que l'ensemble de l'organisation des techniques de production (Duru et al. 2012).

3 Considérations générales sur les évaluations des services écosystémiques

3.1 Tous les discours sont services-dépendants

Les rapports fondateurs du champ des évaluations des services écosystémiques font référence au bien-être humain (MEA 2005). Ils appellent à une évaluation de la fourniture de l'ensemble des services écosystémiques, ainsi qu'à l'évaluation de leur demande (i.e. leur consommation) et des flux entre les régions-sources et les régions-puits. Il s'agit d'un projet holiste, d'une modélisation globale de l'usage de la nature par l'Homme.

Cependant, le choix des services écosystémiques ciblés a évidemment des conséquences sur l'importance relative des usages, du sol et des communautés végétales (par exemple Grigulis et al. 2013). Dans les études présentées ici, nous avons étudié la variation de 6 ou 7 propriétés écosystémiques. Ceci peut paraître faible, au regard de la liste des 23 services écosystémiques du *Millennium Ecosystem Assessment* (MEA 2005) ou des 17 services modélisés par Costanza et al. (1997). Ceci dit, nous avons fait le choix de restreindre notre étude aux prairies. Cet angle restreint d'emblée les perspectives englobantes de la théorie des services écosystémiques et des études sur la *Valeur des services écosystémiques et du capital naturel du monde* (Costanza et al. 1997), ou des budgets énergétiques régionaux (Burkhard et al. 2012). Les enquêtes réalisées précédemment sur le site du Lautaret ont montré que les services des écosystèmes importants pour les agriculteurs étaient i) la fertilité et la disponibilité en eau du sol, le contrôle des rongeurs ravageurs (« services intrants »), ii) la quantité et la qualité du fourrage (services associés à une production marchande), et iii) la conservation d'une diversité floristique et l'esthétique des prairies (« services non marchands ») (Quétier et al. 2010, Lamarque et al. 2011a). En ajoutant la souplesse d'utilisation, les valeurs d'usage des prairies sont assez bien représentées par les propriétés sélectionnées. Une valeur d'usage décrite par Jeannin et al. (1991) et évoquée lors des discussions avec les agriculteurs manque pourtant ici : il s'agit de la possibilité d'évolution des communautés végétales vers d'autres communautés, en réponse à des changements de pratiques ou au changement climatique (l'étude de l'influence de ce dernier étant clairement hors du sujet du projet MOUVE, ce qui illustre une focalisation liée à la commande institutionnelle). Si la diversité spécifique intra-parcellaire est fréquemment considérée par les acteurs comme un facteur important de la résilience des prairies au changement climatique, l'écologie du paysage relie la transformation des communautés végétales à la biodiversité du territoire qui permet la colonisation des prairies par des espèces présentes dans le stock régional d'espèces (Duru et al. 2001), à condition que la connectivité entre habitats-sources et ces prairies permette un apport de graines (Tscharntke et al. 2012). Ainsi, le choix de la liste des services écosystémiques sélectionnés dans nos études reflète surtout des restrictions liées à la faisabilité (main d'œuvre disponible pour la campagne de terrain, 'coût' d'appropriation de nouveaux protocoles par rapport à des protocoles éprouvés).

Si notre étude était limitée à une poignée de propriétés, (i) pertinentes pour décrire l'exploitation des prairies, dont la quantification était (ii) faisable, et (iii) cohérente avec le cadre du projet, notons que c'est le cas pour la majorité des études réalisées, dès lors qu'elles ne se contentent pas de transferts de valeurs approximées par type de couvert (Seppelt et al. 2011). Or, le choix des services écosystémiques influence non seulement l'identification des structures et processus biologiques importants, comme discuté précédemment (Grigulis et al. 2013, Legay et al. 2013), mais au-delà, ce choix conditionne également fortement le discours produit. Les études présentées

ici concluait à la prédominance de l'effet des pratiques appliquées à l'échelle des parcelles sur les services écosystémiques de la zone d'étude... eux-mêmes sélectionnés parmi les services écosystémiques valables à l'échelle de la parcelle. Même si nous nous gardons de généraliser nos conclusions, les services écosystémiques émergeant des structures paysagères, non étudiés, absents des rapports, risquent de passer à la trappe.

De même, si quelques services de régulation sont fréquemment évalués (le stockage de carbone, ou la pollinisation), les services de supports, répertoriés initialement, sont systématiquement les parents pauvres des évaluations. Puisque (i) ils posent un problème de double-comptage à cet exercice comptable, (ii) que certains auteurs considèrent que leur valeur est incluse dans la valeur des services de production qu'ils supportent (Boyd & Banzhaf 2007), et (iii) que les enquêtes et processus participatifs auprès des « acteurs prenant parti » montrent que ceux-ci identifient peu les enjeux liés aux services de régulation et omettent systématiquement les services de support, qui ne sont donc éventuellement pas reconnus comme des services à proprement parler (Lamarque et al. 2011b, Crouzat et al. in prep), je me range à l'idée d'exclure cette catégorie. En revanche, dans un esprit de durabilité forte, je suis attaché à l'importance d'établir les dépendances des sociétés humaines aux limites des systèmes écologiques, en particulier aux conditions nécessaires à leur maintien et leur évolution dans le futur. Je rejoins ainsi volontiers les propositions d'évaluation prenant en compte à la fois l'état des écosystèmes (avec les cadres conceptuels d'intégrité ou d'état de santé des écosystèmes) et l'évaluation des services écosystémiques qui en émergent et sur lesquels les sociétés s'appuient pour fonctionner.

3.2 Des évaluations des services écosystémiques par qui ? Pour qui ? Pour quoi ?

Je voudrais terminer par quelques éléments émergeant autour de la *praxis* des évaluations des services des écosystèmes tels qu'ils apparaissent dans la littérature.

3.2.1 Les attentes vis-à-vis des services varient en fonction des partis concernés

Les études qui impliquent les '*stakeholders*' mettent en évidence les différences d'attente vis-à-vis des services écosystémiques (Quétier et al. 2007, Diaz et al. 2011), à travers ce que d'autres auteurs ont formalisé par des fonctions d'appréciation (Beinat 1997). Daw et al. (2011) insistent de ce fait sur la nécessité de désagréger l'étude de l'articulation entre les services écosystémiques et les « bien-être » humains de la même manière que les écologues ont « désagrégré » l'articulation entre écosystèmes et services écosystémiques et démontré les imprécisions des approches basées sur des approximations par types de couverts du sol par transfert de valeurs et la nécessité d'introduire plus de réalisme biologique (Eigenbrod et al. 2010, Seppelt et al. 2012.).

Le rapprochement fait au chapitre 4 avec un cadre d'étude agronomique a permis de rendre compte des variations dans les attentes vis-à-vis des services écosystémiques selon les rôles

attribués aux prairies dans le système fourrager de l'exploitation. C'est donc à un niveau plus fin encore que les différences individuelles que les évaluations des bénéfices tirés des services écosystémiques sont amenées à être précisées. Il me semble en conséquent que nous observons un mouvement général de complexification du discours qui émerge des différents domaines de recherche, à l'encontre des propositions de calcul de valeur totale de services écosystémiques et de valeur économique totale qui ont pu être développés à des échelles globales (Costanza et al. 1997) ou régionales.

Par ailleurs, notons que l'on retrouve l'évaluation des services écosystémiques dans des discours éloignés des préoccupations de conservation de la nature ou de la réduction de la pauvreté (autre enjeu majeur du *Millenium Ecosystem Assessment*). Ainsi cette « Évaluation des services des écosystèmes » sous forme de « Guide Pratique pour l'identification des risques et opportunités issus de l'évolution des écosystèmes » à destination des entreprises, insistant sur l'importance de se concentrer sur *les opportunités commerciales*, pour *ne pas rater des occasions de bénéficier de nouvelles sources de revenu associées aux évolutions écosystémiques*. Ce discours incite donc les entreprises à se positionner sur la niche des bénéfices indirects générés par la demande en services écosystémiques d'autres acteurs.

3.2.2 *Le choix des services varie en fonction des partis concernés*

Outre les variations des niveaux d'attentes, les différences entre acteurs ont également des conséquences sur le choix même des services écosystémiques. Les enquêtes mettent en effet en évidence des disparités entre les listes de services écosystémiques qui composent les discours des différents 'stakeholders' (Lamarque et al. 2011). J'ai discuté précédemment des conséquences de ces choix sur les discours produits et illustré cet enjeu sur les choix des services écosystémiques pour l'évaluation que nous avons réalisée pour le projet MOUVE, en identifiant (i) l'influence du contexte et des problématiques locales, (ii) l'exclusion de services écosystémiques pour des raisons de faisabilité ou de compétence, (iii) l'influence des problématiques du projet de recherche financeur et des effets d'entraînement de la communauté scientifique.

3.2.3 *Les dimensions des services varient en fonction des partis concernés*

Enfin, les dimensions des services écosystémiques prises en compte dépendent de l'échelle de valeurs du narrateur (Martín-López et al. 2012). Si les articles théoriques reconnaissent les dimensions écologiques, sociales et économiques des services écosystémiques, les études qui les prennent explicitement toutes trois en compte sont rares et il y a un fort risque que les évaluations et les discours d'aide à la décision excluent ou passent sous silence une partie de ces dimensions. Or les études réalisées montrent que le choix des dimensions écologique, sociale ou économique conditionne fortement les résultats des évaluations (Martín-López et al. 2012).

3.2.4 Des positions éthiques et de transparence émergentes

Par conséquent, il est important de reconnaître la part subjective et contexte-dépendante des évaluations des services écosystémiques. Cette prise en compte apparaît dans un article sur les considérations éthiques du cadre de recherche sur les services écosystémiques (Jax et al. 2013) et dans le cadre proposé par Crossman et al. (2013). Ce dernier propose notamment un outil de mise à plat du contexte (la localité, l'échelle d'analyse, le type de projet (recherche/aide à la décision/éducation)) et de l'objectif de l'étude. Cette fiche d'information sur les projets pourrait contenir, outre la liste des services écosystémiques sélectionnés pour l'étude, la liste de leurs bénéficiaires, ce qui amènera peut-être les coordinateurs d'études à poser la question de cette désagrégation de la dimension socio-économique des services écosystémiques.

Enfin, les évaluations des services écosystémiques seront pour certaines associées à des enjeux sociaux et économiques importants. En témoigne par exemple les phénomènes de dégradation, réduction de taille et de déclassements des aires protégées pour des accès à l'exploitation des ressources naturelles (Mascia & Pailler 2011), ou les négociations actuelles autour de l'exploitation des gaz de schistes. La transparence des études a émergé dans le récent cadre de travail au travers de renseignement sur les investigateurs principaux, pour lesquels pourraient être demandés nom et affiliation, et les sources de financement (Crossman et al. 2013). Il me semble que l'appel à la transparence risque de ne rester qu'un vœu pieux s'il n'est pas accompagné d'une vigilance entretenue par la communauté scientifique, mais par conséquent par les chercheurs individuellement, sur ces points.

4 Références

- Ansquer, P., Al Haj Khaled, R., Cruz, P., Theau, J. P., Therond, O., & Duru, M. (2009). Characterizing and predicting plant phenology in species-rich grasslands. *Grass and Forage Science*. 64(1), 57-70.
- Ansquer P. (2006). Caractérisation agroécologique des végétations prairiales naturelles en réponse aux pratiques agricoles. Apports pour la construction d'outils de diagnostic. *Manuscrit de thèse*
- Beinat, E. (1997). *Value functions for environmental management* (pp. 77-106). Springer Netherlands.
- Benistant, E. (2013). Diversité des fonctionnements fourrages des exploitations du val d'Autrans dans le Vercors : exploration du lien entre leurs modes de gestion des prairies et les types de prairies utilisées. *Rapport de stage ENSAT - IRSTEA - MOUVE*. 169p.
- Boyd, J., & Banzhaf, S. (2007). What are ecosystem services? The need for standardized environmental accounting units. *Ecological Economics*. 63(2), 616-626.
- Burkhard, B., Kroll, F., Nedkov, S., & Müller, F. (2012). Mapping ecosystem service supply, demand and budgets. *Ecological Indicators*. 21, 17-29.
- Costanza, R., d'Arge, R., De Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., ... & Van den Belt, M. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*. 387(6630), 253-260.
- Crossman, N. D., Burkhard, B., Nedkov, S., Willemen, L., Petz, K., Palomo, I., ... & Maes, J. (2013). A blueprint for mapping and modelling ecosystem services. *Ecosystem Services*.
- Crouzat et al (2014). Co-building influence networks between ecosystem services and biodiversity in the French Alps: insights from a participative process with local stakeholders. *In prep*.
- Daw, T., Brown, K., Rosendo, S., & Pomeroy, R. (2011). Applying the ecosystem services concept to poverty alleviation: the need to disaggregate human well-being. *Environmental Conservation*, 38(4), 370-379.
- Díaz, S., Quétier, F., Cáceres, D. M., Trainor, S. F., Pérez-Harguindeguy, N., Bret-Harte, M. S., ... & Poorter, L. (2011). Linking functional diversity and social actor strategies in a framework for interdisciplinary analysis of nature's benefits to society. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 108(3), 895-902.

- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K., & Robson, T. M. (2007). Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 104(52), 20684-20689.
- Dobremez, L., Borg, D., Madelrieux, S., Nettiér, B., Terrier, M., Chazoule, C., Fleury, P., Godet, J., Marin, A., Pauthenet, Y., Sérès, C., Havet, A. (2012). Attentes des acteurs sur l'élevage dans le Parc naturel régional du Vercors. *ANR-Systerra-Mouve*. 16p.
- Duru, M., Theau, J. P., & Cruz, P. (2012). Functional diversity of species-rich managed grasslands in response to fertility, defoliation and temperature. *Basic and Applied Ecology*. 13(1), 20-31.
- Duru, M., & Hubert, B. (2001). De-intensification of grasslands: current state and trends. In *Proceedings of the XIX International Grassland Congress* (pp. 985-986).
- Eigenbrod, F., Armsworth, P. R., Anderson, B. J., Heinemeyer, A., Gillings, S., Roy, D. B., ... & Gaston, K. J. (2010). The impact of proxy-based methods on mapping the distribution of ecosystem services. *Journal of Applied Ecology*, 47(2), 377-385.
- Garnier, E., Lavorel, S., Ansquer, P., Castro, H., Cruz, P., Dolezal, J., ... & Zarovali, M. P. (2007). Assessing the effects of land-use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands: a standardized methodology and lessons from an application to 11 European sites. *Annals of botany*. 99(5), 967-985.
- Grigulis, K., Lavorel, S., Krainer, U., Legay, N., Baxendale, C., Dumont, M., ... & Clément, J. C. (2013). Relative contributions of plant traits and soil microbial properties to mountain grassland ecosystem services. *Journal of Ecology*. 101(1), 47-57.
- Jax, K., Barton, D. N., Chan, K., de Groot, R., Doyle, U., Eser, U., ... & Wichmann, S. (2013). Ecosystem services and ethics. *Ecological Economics*, 93, 260-268.
- Jeannin, B., Fleury, P., & Dorioz, J. M. (1991). Typologie des prairies d'altitude des Alpes du Nord: méthode et réalisation. *Fourrages*. 128, 379-396.
- Lamarque, P., Quétier, F., & Lavorel, S. (2011a). The diversity of the ecosystem services concept and its implications for their assessment and management. *Comptes rendus biologies*. 334(5):441-449.
- Lamarque, P., Tappeiner, U., Turner, C., Steinbacher, M., Bardgett, R. D., Szukics, U., ... Lavorel, S. (2011b). Stakeholder perceptions of grassland ecosystem services in relation to knowledge on soil fertility and biodiversity. *Regional Environmental Change*. 1-19. doi:10.1007/s10113-011-0214-0

- Lavorel, S., Grigulis, K., Lamarque, P., Colace, M. P., Garden, D., Girel, J., ... & Douzet, R. (2011). Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology*. 99(1), 135-147.
- Legay, N., Lavorel, S., Baxendale, C., Krainer, U., Cantarel, A., Kastl, E., Colace, M-P., Bahn, M., Grigulis, K., Poly, F., Pommier, T., Schlöter, M., Clément, J-C. and Bardgett, R. D. (2013). Plant – soil – microorganism interactions associated with bundles of ecosystem services in mountain grasslands. *Submitted*.
- Martín-López, B., Iniesta-Arandia, I., García-Llorente, M., Palomo, I., Casado-Arzuaga, I., Del Amo, D. G., ... & Montes, C. (2012). Uncovering ecosystem service bundles through social preferences. *PloS one*, 7(6), e38970.
- Mascia, M. B., & Pailler, S. (2011). Protected area downgrading, downsizing, and degazettement (PADDD) and its conservation implications. *Conservation Letters*, 4(1), 9-20.
- MEA. (2005). Living Beyond Our Means - Natural assets and human well-being - Statement from the Board. *Millenium Ecosystem Assessment - World Health*. 28p
- Quétier, F., Rivoal, F., Marty, P., de Chazal, J., Thuiller, W., & Lavorel, S. (2010). Social representations of an alpine grassland landscape and socio-political discourses on rural development. *Regional Environmental Change*. 10(2), 119-130.
- Quétier, F., Lavorel, F., Daigney, S. & de Chazal, J. (2009) Assessing ecological and social uncertainty in the evaluation of land-use impacts on ecosystem services, *Journal of Land Use Science*. 4:3, 173-199
- Seppelt, R., Fath, B., Burkhard, B., Fisher, J. L., Grêt-Regamey, A., Lautenbach, S., ... & Van Oudenhoven, A. P. (2012). Form follows function? Proposing a blueprint for ecosystem service assessments based on reviews and case studies. *Ecological Indicators*. 21, 145-154.
- Seppelt, R., Dormann, C. F., Eppink, F. V, Lautenbach, S., & Schmidt, S. (2011). A quantitative review of ecosystem service studies: approaches, shortcomings and the road ahead. *Journal of Applied Ecology*. 1–7. doi:10.1111/j.1365-2664.2010.01952.x
- Tscharntke, T., Tylianakis, J. M., Rand, T. A., Didham, R. K., Fahrig, L., Batary, P., ... & Westphal, C. (2012). Landscape moderation of biodiversity patterns and processes-eight hypotheses. *Biological Reviews*. 87(3), 661-685.

L'évaluation économique des services écosystémiques, une marchandisation de la nature ?

L'utilisation d'évaluation économiques des services des écosystèmes rencontre de multiples contre-arguments voire des oppositions franches. Parmi ceux-ci, celui qui est le plus développé par les organisations non-gouvernementales (ex. Attac, *La nature n'a pas de prix*), mais qui est également débattu dans les publications scientifiques, est probablement la marchandisation de la nature que l'évaluation économiques des services des écosystèmes entraînerait inévitablement (voir par exemple Peterson et al 2009).

A cet argument est souvent opposé la distinction et l'indépendance qu'il existe en théorie entre les différentes étapes du processus de marchandisation : *instrumentalisation*, *monétarisation*, *aliénation*, et *commercialisation* (Gomez-Baggethun et al, 2010)

- l'*instrumentalisation*, ou l'inscription dans l'économie, passe par la désignation des fonctions et processus des écosystèmes en services des écosystèmes, associées à leur interprétation anthropocentrique
- la *monétarisation*, passe par l'expression des valeurs des services des écosystèmes comme valeurs d'échange en unités monétaires – cette étape nécessite que l'objet de la monétarisation soit *substituable*, échangeable.
- l'*aliénation*, ou *appropriation*, passe par la définition de droits de propriété privé ou publique sur les services des écosystèmes ou sur les terres qui les produisent
- la *commercialisation* passe par la création des structures institutionnelles d'échange et de vente.

La monétarisation et l'aliénation des services écosystémiques nécessitent que les objets soient *réductibles*, que l'on puisse délimiter, individualiser et compartimenter chaque élément. Sur le plan théorique, Maris (2011) juge les écosystèmes, parce qu'ils sont complexes et inter-connectés, impropres à une réduction de leurs fonctions ou composants. Ces caractéristiques des écosystèmes mettent à mal l'utilisation des outils de l'économie néoclassique : ce à quoi correspondrait un changement marginal de processus ou de services des écosystèmes n'est pas toujours bien défini, et d'aucun suspecte que des changements de prix refléteraient insuffisamment les 'quantités écologiques' nécessaires pour fournir le bénéfice recherché (Fisher 2009).

La substitution pose également problème si l'on considère que chaque écosystème est l'intégration sur le temps long d'une histoire évolutive et d'interaction entre l'Homme et son

environnement, qui en ferait, dans le détail, un système unique. Même la substitution écologique entre écosystèmes, qui est la base des réglementations de compensation écologique (ref ? Quétier ?) n'est possible qu'en acceptant une simplification des écosystèmes considérés. Maris (2011) insiste également sur le lien que la substituabilité entretient avec *l'hybris* humain, pour lequel tout capital naturel serait substituable par des artefacts humains et que les écosystèmes soient un matériau malléable que nous pouvons optimiser ou recréer à notre guise.

Si du point de vue théorique, des limites sont opposés aux présupposés des différentes étapes d'une marchandisation, de nombreux auteurs promeuvent la monétarisation des services des écosystèmes comme une source d'argumentation à ne pas négliger, sur la base de l'hypothèse « pragmatique » qu'elles répondent à un besoin des décideurs qui ne sont sensibles qu'aux arguments monétaires et / ou qu'elles permettent d'orienter les décisions dans un sens favorable à la conservation, selon l'axiome « *on ne protège pas ce qui n'a pas de valeur* » (Myers et Richert, 1997)/. Les auteurs se défendent de leurs détracteurs par l'argument théorique que la monétarisation peut être dissociées de la marchandisation de la nature (Costanza, 2008).

Cet appel au pragmatisme politique a cependant été mis à mal par un autre appel pragmatique à prendre en compte la réalité du monde idéologique dans lequel nous vivons - l'économie de marché est le paradigme hégémonique actuel, et à dresser le bilan des processus d'évaluation monétaire et des processus de marchandisation (Gomez-Baggethun 2010). Ceux-ci montrent une prédominance des analyses coût-bénéfices comme support des décisions environnementales, et une mise en place exponentielle d'instruments de marché pour la conservation de la nature, et la marchandisation de services de régulation (Spash et al, 2010). Les sciences et les réglementations environnementales ont quant à elles évolué dans des terminologies et des logiques compatibles avec ce type de schéma.

Il semble donc plus réaliste de considérer que « l'évaluation [économique des services écosystémiques] n'est qu'une étape d'un schéma en deux étapes, la seconde ayant pour objectif de définir des moyens par lesquels ces évaluations seront transcrites en transferts d'argent » (Pearse et al 2002, quoted in Gomez-Baggethun). La marchandisation de la nature semble bien être l'horizon des évaluations monétaires.

Annexe :

A road map to quantifying bundles and trade-offs between ecosystem services

**Auteurs : Mouchet M., Lamarque P., Martin-Lopez B., Crouzat E., Gos P., Byczek Coline,
Lavorel S.**

A road map to quantifying bundles and trade-offs between ecosystem services

Journal:	<i>Methods in Ecology and Evolution</i>
Manuscript ID:	MEE-13-09-566
Manuscript Type:	Review
Date Submitted by the Author:	30-Sep-2013
Complete List of Authors:	Mouchet, Maud; CNRS, UMR 5553 Laboratoire d'Ecologie Alpine Lamarque, Pénélope Martín-López, Berta Crouzat, Emilie Gos, Pierre Byczek, Coline Lavorel, Sandra
Keywords:	Conservation, Applied Ecology
Abstract:	<p>1. Considering the increasing popularity of the concept of “ecosystem services” (ES) in landscape management and environmental policies, it is urgent to establish a consensual framework to assess the complex relationships among ES, considering both the supply and the demand-sides. A diversity of approaches have been proposed to evaluate ES trade-offs, but not all methods are equivalent and methodological choices need to be made depending on the scientific and policy questions at hand, as well as the type of data available.</p> <p>2. Based on previous classifications of ES trade-offs, we propose to characterize three broad types of trade-offs that considers the ecological (supply side) and socio-economical (demand side) aspects of ES: supply-supply, supply-demand and demand-demand trade-offs.</p> <p>3. Besides we review quantitative methods available and propose a methodological framework to assess relationships among ecosystem services and identify their drivers composed of three main steps: (1) detecting ES associations, (2) identifying bundles and (3) identifying the drivers of ES associations. For each step, strength and weaknesses of different statistical analysis and machine learning methods are described.</p> <p>4. ES governance not only depends on ES delivery (supply-supply trade-offs) but also on stakeholders’ interests (demand-demand trade-off), and the way that stakeholders can benefit from the ES delivery (supply-demand trade-offs). Our framework provides an interdisciplinary methodological approach to deal with the complexity of socio-ecological systems. One step further, we illustrate how such a diverse spectrum of methods may apply in a context of landscape management.</p>

SCHOLARONE™
Manuscripts

For Review Only

Running title: Assessing associations among ecosystem services

A road map to quantifying bundles and trade-offs between ecosystem services

Maud A. Mouchet^{1*}, Pénélope Lamarque^{1, 2}, Berta Martín-López³, Emilie Crouzat¹, Pierre Gos¹, Coline Byczek¹ and Sandra Lavorel¹

¹ UMR 5553 UJF-UdS-CNRS Laboratoire d'Ecologie Alpine, Grenoble, France

² Georges Lemaître Center for Earth and Climate Research, Earth and Life Institute, Université catholique de Louvain, Louvain-La-Neuve, Belgium

³ Social-Ecological Systems Laboratory, Department of Ecology, Universidad Autónoma de Madrid, Madrid, Spain.

*Corresponding author

UMR 5553 UJF-UdS-CNRS Laboratoire d'Ecologie Alpine, 2233 rue de la Piscine, 38041 Grenoble Cedex 9, France

Summary

1. Considering the increasing popularity of the concept of “ecosystem services” (ES) in landscape management and environmental policies, it is urgent to establish a consensual framework to assess the complex relationships among ES, considering both the supply and the demand-sides. A diversity of approaches have been proposed to evaluate ES trade-offs, but not all methods are equivalent and methodological choices need to be made depending on the scientific and policy questions at hand, as well as the type of data available.
2. Based on previous classifications of ES trade-offs, we propose to characterize three broad types of trade-offs that considers the ecological (supply side) and socio-economical (demand side) aspects of ES: supply-supply, supply-demand and demand-demand trade-offs.
3. Besides we review quantitative methods available and propose a methodological framework to assess relationships among ecosystem services and identify their drivers composed of three main steps: (1) detecting ES associations, (2) identifying bundles and (3) identifying the drivers of ES associations. For each step, strength and weaknesses of different statistical analysis and machine learning methods are described.
4. ES governance not only depends on ES delivery (supply-supply trade-offs) but also on stakeholders' interests (demand-demand trade-off), and the way that stakeholders can benefit from the ES delivery (supply-demand trade-offs). Our framework provides an interdisciplinary methodological approach to deal with the complexity of socio-ecological systems. One step further, we illustrate how such a diverse spectrum of methods may apply in a context of landscape management.

Keywords: bundle, ecosystem services, methodological framework, synergy, trade-off assessment

Word count: 7 994

3 tables, 2 figures

81 references

For Review Only

INTRODUCTION

Facing an increasing anthropogenic pressure, ecosystems have been tremendously altered to the point of threatening the services they provide to society (Balmford & Bond 2005; MA 2005; Swallow *et al.* 2009). The last decade has seen increasing efforts to include ecosystem service (ES) sustainability in policies and land management (TEEB 2010; Perrings *et al.* 2011). However such an ambitious objective is challenged by the scarcity of knowledge on the consequences of specific environmental policies or management decisions for different ES and their interactions, whether these policies or decisions target a single or several ES (DeFries, Foley & Asner 2004; de Groot *et al.* 2010). As a example, much of the recent focus on climate change mitigation through carbon sequestration has raised concerns on unintended consequences on biodiversity conservation and on other ES, even if some secondary benefits can be expected (Díaz, Hector & Wardle 2009).

Two mechanisms may lead to interactions among ES: (i) the supply of several ES relies on the same ecosystem process (e.g. wetlands, acting as a buffer against climatic events, provide flood control and shoreline stability) and, (ii) a given external factor may affect several ES at the same time (e.g. the use of fertilizers positively influence crop yield but negatively drives water quality) (Bennett, Peterson & Gordon 2009). In the first case, the ability of ecosystems to provide a variety of ES, i.e. multifunctionality, stems from linkages among basic ecosystem processes through organismic trade-offs (Lavorel & Grigulis 2012). In the second case, the way one service is managed will likely affect one or more other ES. As a result of these interactions, some ES co-vary positively (e.g. biological control of pests may improve food supply by limiting crop damages), while some services may co-vary negatively (e.g. food supply may degrade water quality through the use of fertilizers). Ecosystem management strategies aiming at maintaining or enhancing one ES supply need to account for such basic linkages to enhance the supply of several interrelated ES (Rodríguez *et al.* 2006; Bennett, Peterson & Gordon 2009; Carpenter *et al.* 2009).

Recent studies have taken two different approaches to assess ES interactions: the evaluation of associations at a given location and time *versus* the evaluation of associations across sites and/or through time. In the first case, the assessment is a static snapshot of ES interactions and is insufficient to conclude that observed associations between ES can be generalizable to a larger extent. The second case relates to what Raudsepp-Hearne, Peterson & Bennett (2010) call a "bundle" that is to say "sets of ES that appear together repeatedly". Although conceptually divergent, both approaches have been presented as "trade-off assessment". Besides, "trade-off" has been equally applied to ecological relationships between ES (Egoh *et al.* 2008) and to the congruence between ES demand and ES supply (García-Nieto *et al.* 2013). Ecological trade-offs underpinning ES supply are the heart of all types of trade-offs and should be properly assessed to efficiently anticipate demand-supply congruencies and the cost-benefit balance for the management of multiple ES (Seppelt *et al.* 2011).

Given such a lack of consensus on definition and approaches, the aim of this paper is to review and streamline terminology for ES “trade-offs”, and then to synthesize state-of-the-art knowledge in order to propose a methodological framework for assessing different types of associations between ES depending on the nature of trade-offs, and on research objectives. Further, managing a bundle of ES and predicting its dynamics in time and under alternative policies requires understanding those factors responsible for ES associations (Nelson *et al.* 2009; Power *et al.* 2010), a key step that is often overlooked once bundles and trade-offs have been identified. We include as a final step of the framework an overview of methods to identify drivers of ES trade-offs. We conclude by considering key elements that should be taken into account when analyzing ES associations.

For Review Only

STREAMLINING CLASSIFICATIONS OF TRADE-OFFS IN ECOSYSTEM SERVICES

In the assessment of relationships among ES, one must first distinguish the static associations (positive or negative) between ES from associations robust in space, and potentially long-lasting, although the strength of interaction may fluctuate. The term “association” should prevail over “trade-off” or “compromise” when the assessment of ES relationships is just a snapshot. If the repeatability criterion given by Raudsepp-Hearne, Peterson & Bennett (2010) is respected then one can use “trade-off” instead of “association”. The confusing use of “trade-off” encapsulates a diversity of trends in ES associations (i.e. positive, negative, bi- or unidirectional), but we suggest going one step further by being more specific regarding the direction of the interaction. In the literature “trade-off” has been interchangeably used to name positive and negative interactions yet, “trade-off” applies when two entities (here ES) show opposing trends (i.e. when the level of one ES supply increases, the level of the other ES decreases). When the supply of two ES co-vary positively, “synergy” would be more appropriate (already used in Bennett, Peterson & Gordon 2009; Egoh *et al.* 2009; Lavorel *et al.* 2011; Haase *et al.* 2012). In this vein, following the ecological terminology, ES interactions can be compared to the different models of biotic interactions (e.g. facilitation, competition, mutualism, see Table 1). In the literature, “trade-off” has also been used to name various types of compromises: ecological compromises between ES (e.g. Vihervaara *et al.* 2010), a temporal trade-off in the supply of an ecosystem service (e.g. Koch *et al.* 2009), management compromises between ES (e.g. White, Halpern & Kappel 2012), compromises between ES supply and demand (e.g. Kroll *et al.* 2012), compromises between cost and benefit (e.g. Viglizzo & Frank 2006), and compromises between different beneficiaries (e.g. Martín-López *et al.* 2012). Two broad classification of trade-offs have been proposed in the literature. In the first classification established by Rodríguez *et al.* (2006) as part of the Millennium Ecosystem Assessment (MA), ES interactions, or so-called “trade-offs”, were segregated into four categories: (i) spatial trade-off (i.e. the spatial lag between ES production and the delivery of this or other ES), (ii) temporal trade-off (i.e. the temporal lag in the ES delivery resulting from management decision or natural processes), (iii) reversible trade-off (i.e. the ability of a ES to return to its initial supply after a disturbance in the production of the given service in relation with the resilience of underlying natural processes) and, (iv) trade-off among services (i.e. the positive or negative effects of the supply of one ES on the supply of other ES). The Economics of Ecosystems and Biodiversity (TEEB) assessment (2010) proposed a classification with a partly similar terminology, but some different definitions: (i) spatial trade-off (i.e. the spatial lag between the benefit and the cost related to the targeted ES), (ii) temporal trade-off (i.e. the time lag between the benefit of a service and the associated cost because the deterioration of this or other ES in the future), (iii) trade-off between beneficiaries (i.e. beneficiaries can be either “losers” or “winners” depending on who bears the cost of or the benefit of the ES supply) and, (iv) trade-off among ES (i.e. management of a service at the expense of another ES). While the MA classification (Rodríguez *et al.* 2006) focuses on the

consequences of ecological trade-offs for ES supply; TEEB's is framed in terms of economic benefits and costs for ES demand (except for the last category). Currently, these two typologies (ecological *versus* socio-economic or supply *versus* demand) of relations between services coexist in the literature under the generic term of "trade-off".

In order to guide the quantitative assessment of ES trade-offs, we propose to streamline previous typologies and thereby reconcile previous classifications, by accounting for both ecological (i.e. supply) and socio-economic (i.e. demand) aspects of ES trade-offs. This would yield three possible combinations (Fig. 1): (i) *supply-supply* (i.e. trade-offs and synergies in simultaneously provided ES), (ii) *supply-demand* (i.e. the spatial or temporal lag between ES supply and social benefits), and (iii) *demand-demand* (i.e. arbitration between different and divergent stakeholders' interests). Table 2 summarizes the main objectives and characteristics of each of these trade-offs combinations.

DEVELOPING A METHODOLOGICAL FRAMEWORK FOR QUANTIFYING ECOSYSTEM SERVICE ASSOCIATIONS

Identifying and quantifying the interactions between ES is essential to foresee the impact of environmental changes and management on ES supply and thus on ES beneficiaries, as well as to understand how management choices promote trade-offs for a specific ES or shape the composition of bundles of ES. Using recent methodological advances that have been mainly applied in ecology so far, we propose to investigate the associations among ES following three successive steps: (i) detecting ES associations, (ii) identifying bundles of ES and, (iii) exploring potential drivers (Fig. 2 and Table 3 for a summary of all methods described below).

The objective of this framework is to present a set of quantitative methods to assess ES interactions within the three categories of ES trade-offs: supply-supply, supply-demand and the demand-demand trade-offs. ES associations can also be visually using star (also known as radial, amoeba or flower) diagrams. These visual methods will not be discussed here.

Detecting ecosystem service associations

Once ES have been quantified, spatial or temporal trends in the distribution of two or more ES (indicator) values can be compared to find significant associations among ES (see Table 1 for a description of ES interactions).

The simplest approach to deduce positive and/or negative associations among ES, whatever the combinations of supply and demand, is visual map comparison (Anderson *et al.* 2009), trade-off curves (e.g. Viglizzo & Frank 2006; White, Halpern & Kappel 2012) or star diagrams (Foley *et al.* 2005; Raudsepp-Hearne, Peterson & Bennett 2010), but none of these graphic methods provide a quantification of the strength of the association. The most popular quantitative method to assess associations among continuous quantitative indicators is pairwise correlation coefficients (Table 3). In the case of two categorical indicators, a chi-square test on the two-way contingency table can replace the correlation analysis. However, multivariate analyses represent a better alternative when considering more than two ES and are pretty flexible regarding the nature of the indicator (i.e. quantitative, qualitative), with the use of: Principal Component Analysis (PCA) when all ES indicators are quantitative, Multiple Correspondences Analysis (MCA) when all ES indicators are qualitative (nominal or binary) and Factorial Analysis for Mixed Data (FAMD – which combines a PCA on quantitative variables and a MCA on qualitative ones) to handle a combination of quantitative and qualitative indicators simultaneously. Regression-based methods between two ES indicators can also detect ES associations, but their use goes beyond detection as regressions also imply directional causation (unlike correlations) and address the search for more mechanistic linkages among ES (Bennett, Peterson & Gordon 2009).

However none of the above methods is spatially explicit; although they can be performed with spatial data (see Table 3). Overlap analysis, and the related coincidence or congruence analyses, is a very simple and intuitive way to run a spatially explicit detection of associations. Basically, overlap analysis quantifies the percentage of cells where two ES are provided at the same time, with several possible implementation methods (Chan *et al.* 2006). In addition to the supply-supply case, this method may be particularly appropriate for simple detection of the other two types of associations - e.g. the spatial congruence between the demand in energy and energy production from biomass or hydropower (Kroll *et al.* 2012)-. This pairwise method may be extended to the identification of multiple ES associations with, for instance, the mapping of the “richness” in ES (i.e. number of ES) supplied at a given unit (e.g. a pixel, an administrative or ecological unit) (Smart *et al.* 2010; Bai *et al.* 2011).

More recently, network analysis have been used for visualizing and quantifying the relations among ES on the basis of different stakeholders perceptions, in which nodes of the network represent the ES and ties represent trade-offs or synergies (Hicks, Graham & Cinner *in press*). In network analysis, two measures are commonly used to quantify ES trade-offs: degree (i.e. the number of connections an ES has with other ES) and betweenness (i.e. the importance of one ES for connecting other ES that would otherwise be unrelated). Although this method is not spatially explicit, previous studies have spatially analyzed the effect of the social network on ES governance (e.g. Rathwell & Peterson 2012).

Lastly, temporal trends in ES supply have often been overlooked (but see Swallow *et al.* 2009; Lautenbach *et al.* 2011; Carreno, Frank & Viglizzo 2012). A very simple way to assess temporal trade-offs/synergies is to quantify and to compare the percentage of change in an aggregated index of multiple ES associations between two periods. But temporal associations may require specific methods to take into account temporal autocorrelation (i.e. the state of ES supply at time t may depend on the state of ES supply at time $t-1$) and periodic changes (e.g. seasonality). Cross-correlation measures the similarity of two time-series by expressing the linear correlation coefficient as a function of time lag (Legendre & Legendre 1998).

Identifying ES bundles

The previous set of methods only gives a static assessment of interactions among ES. To define bundles, ES associations should be consistent in space and, preferably in time as well, due to shared mechanisms (Raudsepp-Hearne, Peterson & Bennett 2010). First, cluster analyses can help to objectively define the groups of ES that are significantly associated. Hierarchical clustering has successfully been used to define ES bundles using the distance between the economic values (Martín-López *et al.* 2011) or social preferences (Martín-López *et al.* 2012). As an alternative, the K-means clustering algorithm can be applied to segregate ES into a pre-defined number of groups by

minimizing within-group variability. Additional analyses can then be performed to obtain a more dynamic picture of ES associations by estimating their recurrence in space and time. A way to do so would be to compare correlation coefficients, multivariate or overlap analyses among different spatial units to check the spatial consistency of the observed associations. Self-Organizing Maps (Kohonen 1990) should also help visualizing spatial clustering of services supply or demand. Temporally, ES associations may be inferred from the comparison of current ES supply to historical time series (Lautenbach *et al.* 2011) or to future scenarios (Nelson & Daily 2010). To our knowledge, only few assessments of ES bundles applied clustering or repeatability analyses in spite of their simplicity (see Table 3).

Identifying drivers behind ES associations

Critical progress in understanding the dynamics of ES bundles requires the identification of their potential drivers and causes (Bennett, Peterson & Gordon 2009). The types of questions that need addressing include: Do ES associations arise from one (or more) shared ecosystem process(es)? Are ES associations driven by social demand? Does landscape management influence the ES associations? To what extent does the way ES are modelled induce ES associations in assessments? In the following we outline available methods to explore the drivers behind ES bundles, whether they are ecological processes underpinning ES supply or socio-cultural factors influencing ES demand, and whether the associations of interest are supply-supply, supply-demand or demand-demand (Table 3).

ANOVA (ANalysis Of VAriance) is well suited to test whether a quantitative response variable, e.g. an aggregate index of ES supply, significantly varies among states of one or more explanatory. The extension of ANOVA to the case of a multivariate response variable, MANOVA (Multivariate ANalysis Of VAriance), would be more appropriate to the study of bundles (i.e. several ES indicators). Beyond these, co-inertia analysis is a more flexible multivariate method regarding variable types (quantitative and/or qualitative) and normality, which couples different methods (e.g. a PCA on quantitative ES indicators and a MCA on qualitative environmental variables) to maximize the co-inertia between, in this case, one table for ES values and one table of explanatory variables. Although this method has not yet been applied to identifying drivers of ES bundles, it would be particularly appropriate to visualize how the co-variation of multiple drivers (e.g. primary production, GDP) may shape the co-variation of several ES. However, only canonical analyses (i.e. Canonical Correspondence Analysis, CCA, and Redundancy Analysis, RDA) allow a quantitative test for causal relationships between a multivariate response variable (i.e. ES indicators) and drivers. Canonical analyses, by combining ordination and multiple regressions, aim at finding the combination of explanatory variables that best explains the dispersion of ES values. For instance, García-Llorente *et al.* (2011) showed the relationships between those functional groups of aquatic plants underlying the

ES delivery and the economic values assigned by stakeholders to these ES through performing a CCA. Finally, RDA has been commonly used for analyzing the socio-cultural drivers behind demand-demand trade-off (Hicks *et al.* 2009; Martín-López *et al.* 2012).

Alternatively, Mantel tests and distance-based methods (e.g. Multiple Regressions on distance Matrices, MRM, Congruence Among several Distance Matrices, CADM, ANalysis Of SIMilarity, ANOSIM), which use distance matrices as inputs for response and explanatory variables, may be applied to identify what drives differences in ES supply (e.g. among sites), rather than which variables influence bundles variability as done by raw-data approaches. However, distance methods should be used with care as they weakly detect complex relationships among matrices, underestimate the coefficient of determination of the variation explained by the spatial structure (Legendre & Fortin 2010) and may not be valid when variables are autocorrelated (Guillot & Rousset 2013). Raw-data approaches should be preferentially picked over distance methods unless the hypothesis is explicitly formulated in terms of distances.

Another strategy would consist in regression of the potential drivers against the overall level of ES supply using an aggregated estimator of ES bundles. Such synthetic indices of ES supply have been published, including the “richness” in ES (Plieninger *et al.* 2013), the sum of standardized (Maes *et al.* 2012) or weighted (Gimona & van der Horst 2007; Kienast *et al.* 2009) ES values, or the evenness in ES supply calculated using the Simpson’s index (Raudsepp-Hearne, Peterson & Bennett 2010). It is worth noting that there is a conceptual difference between a multivariate approach of ES bundles and using an aggregated index. The first approach will relate ES co-occurrence or segregation within a bundle to the variability of one or more explanatory variables, whereas the second one will give insights into what drives multifunctionality. Using an aggregated estimator of ES supply entails two methodological issues: (i) defining a threshold of supply when calculating richness (see Supplementary Material) and (ii) including qualitative estimators of ES supply. In this latter case, qualitative estimators should be removed from the analysis or transformed into a dummy (0-1) variable. Then relationships between multiple candidate explanatory variables and the aggregated estimator can be tested using Generalized Models (Linear, GLMs, or Additive, GAMs), depending on the linearity of responses and the complexity of response shapes. Given potential issues of spatial autocorrelation (see Supplementary Material), the spatial regression methods SAR (Simultaneous AutoRegressive model) and CAR (Conditional AutoRegressive model), which have been specifically designed for this purpose, could be recommended, but they may be less efficient than GLM or GAM (see *Dealing with autocorrelation*). In spite of their relative simplicity and currency in ecology, these methods have been rarely used in analyses of ES trade-offs (but see Steffan-Dewenter *et al.* 2007; Fisher *et al.* 2011).

On the contrary, different regression models are commonly performed in the stated-preferences economic valuations to identify socio-cultural drivers determining the ES demand and the ES bundles. Stated-preference techniques (i.e. contingent valuation and choice modelling, Bateman *et*

al. 2002) create hypothetical markets through questionnaires in order to estimate the economic value of different ES. On one hand, in the contingent valuation method, researchers directly ask people how much they would be willing to pay (or accept) for a change in the quantity or quality of one or more ES. Depending on the design of the elicitation question format (i.e. open-ended or dichotomous choice), the regression models will vary (see Table 3 for further details). On the other hand, choice modelling elicits social preferences by asking individuals to choose their preferred option from a series of alternatives of choice sets (with different scenarios), which are described in terms of different attributes associated with ES. Here, choice modelling employs the behavioral framework of random utility theory, in which it is assumed that respondents know the utility that they would receive from selecting one option of the choice set (Bateman *et al.* 2002). These two stated-preference methods (and their related statistical analysis) are frequently used to identify those demand-demand trade-offs associated with the different stakeholders' preferences and the socio-cultural factors behind them.

Finally, Structural Equation Modelling (SEM; Grace 2006) is a promising tool to investigate the causal relations between drivers of change, ecosystem properties and the ES bundles for supply or demand. SEM has been recently used to understand plant functional mechanisms underpinning ES supply trade-offs (Lavorel & Grigulis 2012) and to evaluate the simultaneous effects of different drivers of change on biodiversity, ES supply and human wellbeing (Santos-Martín *et al.* *in press*).

As for the exploration of spatial ES interactions, regression-based methods also provide an estimate of temporal ES associations. ARMA (AutoRegressive-Moving-Average) and derivate models make it possible to estimate the causality between the temporal trends of two quantitative ES. VAR (Vector AutoRegression) is the generalization of autoregressive models to more than one variable to explain each time series by its own lags and the lags of the other series. These methods assume that temporal trends remain steady through time (e.g. monotonous increase, regular cycles), an assumption that is likely to be violated (Koch *et al.* 2009) but can be circumvented by using successive time windows. While previous studies (e.g. Carreno, Frank & Viglizzo 2012) have focused on temporal trends in ES supply, these tools might be equally well suited to examine temporal trends for supply and/or demand (e.g. Haase *et al.* 2012; Kroll *et al.* 2012).

Beside regression models, other methods increasingly used for species distribution modelling such as machine-learning algorithms, should be preferred when the relationships among variables are complex, e.g. in the case of non-linearity responses or abrupt shifts (Leathwick *et al.* 2006). The most popular machine-learning methods are Random Forests (RF), Boosted Regression Trees (BRT), Artificial Neural Networks (ANN) and Bayesian Belief Networks (BBN). Among these, only BBN have been applied in the ES research because of their ability to incorporate uncertainty and to combine empirical data with expert knowledge (Landuyt *et al.* 2013); but few of them covered the analysis of ES associations (e.g. Ticehurst *et al.* 2007). Although BBNs offer the opportunity of analyzing the

interactions between ES supply and demand; most studies do not include nodes with social or monetary values (Landuyt *et al.* 2013).

Most of these methods make it possible to select the most parsimonious set of explanatory variables of ES bundles) and to estimate the overall model performance. Optimization procedures are available for most methods listed above. It may be necessary to perform partial tests to discount for the effect of confounding factors, such as variables obviously driving ES indicators (e.g. climate) or variables structuring the modelling procedure (e.g. land cover classes). Finally, the relative influence of each potential determinant (e.g. environment, spatial component) can be estimated with a univariate or multivariate variance partitioning procedure (Borcard, Legendre & Drapeau 1992; Gilbert & Bennett 2010).

As this type of methods explore the drivers behind the ES bundles, they have been used for identifying either the ecological processes behind the ES supply or the socio-cultural factors influencing ES demand; thus they appear as directly applicable to supply-supply, supply-demand and demand-demand trade-offs (see Table 3).

APPLICATIONS FOR ASSESSING ECOSYSTEM SERVICE BUNDLES

Having reviewed the rich set of methods applicable to the identification and the understanding of supply-supply, supply-demand or demand-demand ES associations, in this final section we consider the challenges that these methods, and especially their combinations across disciplines, will help address.

Managing ES bundles requires the consideration of tight interactions among ES supply, ES demand and ES governance. Assessing current ES associations provides both a baseline against which to compare alternative future scenarios and insights into potential outcomes of policy and management decisions. Landscapes being highly complex systems where socio-economic and ecological processes jointly drive ES bundles and trade-offs, objectives of promoting multiple ES will entail reconciling ES trade-offs and enhancing synergies on both the supply- and demand-sides. In addition, feedbacks among supply and demand and preferential management for the supply of ES with greater demand necessitate the joint consideration of demand and supply of multiple ES, and their temporal dynamics, for policy design and landscape planning. As an example; such analyses may support regionally relevant choices between optimizing the supply of multiple ES at a given location (*land sharing*) or spatial segregation of ES supply (*land sparing*) because the spatial distribution of ES supply is subjected to socio-economical and/or ecological context (Willemsen *et al.* 2012). While the set of quantitative methods that we have reviewed have scarcely or never been applied, we contend that they offer an ideal toolbox to address such complexity and insure robust projections of ES supply and/or demand. Below, we briefly outline multiple sources of complexity that need to be incorporated into analyses.

First of all, the complex temporal and spatial ecological dynamics make it likely that relations among ES are not constant or monotonous in space and time. This is especially the case when (i) some ES are intensively managed until resource depletion (e.g. soil depletion in agricultural lands) or sensitive to climate change (e.g. decreasing tourism due to coral bleaching), (ii) when spatial trends in the supply of individual ES is context-dependent or (iii) when there are feedbacks between ecological functions (e.g. positive feedbacks among the production of easily decomposable plant material and soil fertility; Wardle *et al.* 2004). Second, feedbacks may also arise from management actions (e.g. a road network may directly alter habitat services through fragmentation and indirectly through a disrupted water supply and quality; Carpenter *et al.* 2009), and off-site effects from land use decisions at far away locations may alter local ES bundles (e.g. deviating water flows to maintain ecosystem functions and services may lead to water shortage and desiccation elsewhere; see Maestre-Andrés *et al.* 2012 for other examples). SEM approach appears to be one powerful way to integrate biophysical, management or demand feedbacks and yet, have only been used once to that end (Santos-Martín *et al. in press*).

Third, as for spatial variations, temporal variations in ES supply and, even more in bundles, have also been scarcely studied. Depending on the mechanistic connections between services, the temporal variability in supply of a given ES supply may be determined by the variability of another ES and/or ES demand, making it essential to incorporate all types of ES associations into scenario modelling.

Fourth and not least, managing ES bundles needs to address how the ecological scale of ES supply matches the political and economic scales of decision-making. Only a few studies have explored the potential congruence or mismatch between the spatial scales of ES supply and ES management (e.g. Hein *et al.* 2006; Willemen *et al.* 2012). To delineate the right ecological spatial scale, Luck, Daily & Ehrlich (2003) introduced the concept of service-providing units (SPUs), i.e. “ecosystem structures and processes that provide specific services at a particular spatial scale”, a concept that could be extended to any spatial unit supplying an ES bundle. Comparing such “bundle providing units” with scales of management might be the most relevant way to define at which scale trade-offs/synergies must be quantified and managed. Overall, scale-aware techniques (e.g. nested-downscaled modelling, network analysis, scenario analysis or time series methods) should be included in the methodological framework for analyzing ES associations (Scholes *et al.* 2013).

Beyond the management of ES bundles, researchers should now investigate how to integrate the management of ecosystems, biodiversity and ES, to promote a sustainable use of ES. Although relationships between biodiversity and ES are highly complex (Kremen 2005; Balvanera *et al.* 2006; Mace, Norris & Fitter 2012), understanding how changes in biodiversity and ecosystem properties alter ES supply remains a research priority (Nicholson *et al.* 2009; Cardinale *et al.* 2012). The spatial congruence between biodiversity-rich areas and locations of ES supply has already been estimated using overlap (e.g. Egoh *et al.* 2009). Several methods presented here could give more insights into the relationships between biodiversity and ES, including in an explanatory mode such as with RDA. The ethical issue of the prioritization of species or ecosystem processes essential for the supply of targeted ES in conservation and restoration planning lies behind this research topic (Chan *et al.* 2006; Bullock *et al.* 2011; Maes *et al.* 2012; Cimon-Morin, Darveau & Poulin 2013).

CONCLUSION

ES delivery relies on complex interactions among ecological components, social components and landscape management, in which associations between ES can emerge not only in the supply-side (Rodríguez *et al.* 2006) but also on the demand (TEEB 2010). Combining ecological (i.e. supply) and socio-economic (i.e. demand) aspects of trade-offs, three types of trade-offs can be defined: the congruence between ES delivery (“supply-supply” trade-off), between ES supply and demand (“supply-demand” trade-off) and among beneficiaries (“demand-demand” trade-off). Considering three main steps for analyses: (1) detecting ES associations, (2) identifying ES bundles and (3) isolating drivers behind ES associations, we have identified a broad spectrum of associated quantitative methods. While each method has its own strengths and weaknesses (Table 3) and results need to be interpreted in the light of these, we argue that assessing ES associations requires as much variety of techniques as complexity exists in specific case studies. Therefore, for managing ES bundles in landscapes, where ES supply, ES demand and ES governance interact tightly, a diversity of methodological tools should be considered. These include not only those methods frequently used in the ES literature, such as star diagrams, overlapping maps of ES delivery, correlation tests, but also alternative methods which, to our best knowledge, have never been applied (e.g., co-inertia analysis, GAM, decision trees and artificial neural networks, or distance approaches).

Managing landscapes for multiple ES raises the question of how ES trade-offs can be effectively mitigated and synergies enhanced. A methodological approach that considers a diverse range of methods to analyze ES associations (in the three types of trade-offs), and uncovers the ecological and socio-economical factors driving ES bundles may be the only way to deal with the complexity of ES dynamics in the context of socio-ecological systems.

ACKNOWLEDGEMENTS

This research was funded by EU project VOLANTE FP7-ENV-2010-265104 and BiodivERsA project VITAL (ANR BDV-008). PL acknowledges support by the Belgian Science Policy, Research Program for Earth Observation Stereo II, contract SR/00/133, as part of the FOMO project. BML was financed by José Castillejos grant (CAS12/00237) from the Spanish Ministry of Education, Culture and Sport.

REFERENCE

- Anderson, B.J., Armsworth, P.R., Eigenbrod, F., Thomas, C.D., Gillings, S., Heinemeyer, A., Roy, D.B. & Gaston, K.J. (2009) Spatial covariance between biodiversity and other ecosystem service priorities. *Journal of Applied Ecology*, **46**, 888-896.
- Bai, Y., Zhuang, C., Ouyang, Z., Zheng, H. & Jiang, B. (2011) Spatial characteristics between biodiversity and ecosystem services in a human-dominated watershed. *Ecological Complexity*, **8**, 177-183.
- Balmford, A. & Bond, W. (2005) Trends in the state of nature and their implications for human well-being. *Ecology Letters*, **8**, 1218-1234.
- Balvanera, P., Pfisterer, A.B., Buchmann, N., He, J.S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D. & Schmid, B. (2006) Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*, **9**, 1146-1156.
- Bateman, I.J., Carson, R.T., Day, B., Hanemann, M., Hanley, N., Hett, T., Jones-Lee, M., Loomes, G., Mourato, S., Özdemiroglu, E., Pearce, D.W., Sugden, R. & Swanson, J. (2002) Economic valuation with stated preference techniques: a manual. Edward Elgar, Northampton, MA, USA.
- Bennett, E.M., Peterson, G.D. & Gordon, L.J. (2009) Understanding relationships among multiple ecosystem services. *Ecology Letters*, **12**, 1394-1404.
- Borcard, D., Legendre, P. & Drapeau, P. (1992) Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, **73**, 1045-1055.
- Bullock, J.M., Aronson, J., Newton, A.C., Pywell, R.F. & Rey-Benayas, J.M. (2011) Restoration of ecosystem services and biodiversity: conflicts and opportunities. *Trends in Ecology & Evolution*, **26**, 541-549.
- Cardinale, B.J. (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity (vol 486, pg 59, 2012). *Nature*, **489**, 326-326.
- Carpenter, S.R., Mooney, H.A., Agard, J., Capistrano, D., DeFries, R.S., Díaz, S., Dietz, T., Duraiappah, A.K., Oteng-Yeboah, A., Pereira, H.M., Perrings, C., Reid, W.V., Sarukhan, J., Scholes, R.J. & Whyte, A. (2009) Science for managing ecosystem services: Beyond the Millennium Ecosystem Assessment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**, 1305-1312.
- Carreno, L., Frank, F.C. & Viglizzo, E.F. (2012) Tradeoffs between economic and ecosystem services in Argentina during 50 years of land-use change. *Agriculture Ecosystems & Environment*, **154**, 68-77.
- Castro, A.J., Martín-López, B., García-Llorente, M., Aguilera, P.A., López, E. & Cabello, J. (2011) Social preferences regarding the delivery of ecosystem services in a semiarid Mediterranean region. *Journal of Arid Environments*, **75**, 1201-1208.
- Chan, K.M.A., Shaw, M.R., Cameron, D.R., Underwood, E.C. & Daily, G.C. (2006) Conservation planning for ecosystem services. *Plos Biology*, **4**, 2138-2152.
- Cimon-Morin J., Darveau, M. & Poulin M. (2013) Fostering synergies between ecosystem services and biodiversity in conservation planning: A review *Biological Conservation*, **166**, 144-154.
- de Groot, R.S., Alkemade, R., Braat, L., Hein, L. & Willemsen, L. (2010) Challenges in integrating the concept of ecosystem services and values in landscape planning, management and decision making. *Ecological Complexity*, **7**, 260-272.
- DeFries, R.S., Foley, J.A. & Asner, G.P. (2004) Land-use choices: balancing human needs and ecosystem function. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **2**, 249-257.
- Díaz, S., Hector, A. & Wardle, D.A. (2009) Biodiversity in forest carbon sequestration initiatives: not just a side benefit. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, **1**, 55-60.
- Egoh, B., Reyers, B., Rouget, M., Bode, M. & Richardson, D.M. (2009) Spatial congruence between biodiversity and ecosystem services in South Africa. *Biological Conservation*, **142**, 553-562.
- Egoh, B., Reyers, B., Rouget, M., Richardson, D.M., Le Maitre, D.C. & van Jaarsveld, A.S. (2008) Mapping ecosystem services for planning and management. *Agriculture Ecosystems & Environment*, **127**, 135-140.

- Eigenbrod, F., Armsworth, P.R., Anderson, B.J., Heinemeyer, A., Gillings, S., Roy, D.B., Thomas, C.D. & Gaston, K. (2010) The impact of proxy-based methods on mapping the distribution of ecosystem services. *Journal of Applied ecology*, **47**, 377-385.
- Fisher, B., Edwards, D.P., Larsen, T.H., Ansell, F.A., Hsu, W.W., Roberts, C.S. & Wilcove, D.S. (2011) Cost-effective conservation: calculating biodiversity and logging trade-offs in Southeast Asia. *Conservation Letters*, **4**, 443-450.
- Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K., Helkowski, J.H., Holloway, T., Howard, E.A., Kucharik, C.J., Monfreda, C., Patz, J.A., Prentice, I.C., Ramankutty, N. & Snyder, P.K. (2005) Global consequences of land use. *Science*, **309**, 570-574.
- García-Llorente, M., Martín-López, B., Nunes, P.A.L.D., Castro, A.J. & Montes, C. (2012) A choice experiment study for land use scenarios in semi-arid watersheds environments. *Journal of Arid Environments*, **87**, 219-230.
- García-Llorente, M., Martín-López, B., Díaz, S. & Montes, C. (2011) Can ecosystem properties be fully translated into service values? An economic valuation of aquatic plants services. *Ecological Applications*, **21**, 3083-3103.
- García-Nieto, A.P., García-Llorente, M., Iniesta-Arandia, I. & Martín-López, B. (2013) Mapping forest ecosystem services: From providing units to beneficiaries. *Ecosystem Services*, **4**, 126-138.
- Gilbert, B. & Bennett, J.R. (2010) Partitioning variation in ecological communities: do the numbers add up? *Journal of Applied Ecology*, **47**, 1071-1082.
- Gimona, A. & van der Horst, D. (2007) Mapping hotspots of multiple landscape functions: a case study on farmland afforestation in Scotland. *Landscape Ecology*, **22**, 1255-1264.
- Grace, J. B. (2006) Structural equation modeling and natural systems. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Guillot, G. & Rousset, F. (2013) Dismantling the Mantel tests. *Methods in Ecology and Evolution*, **4**, 336-344.
- Haase, D., Schwarz, N., Strohbach, M., Kroll, F. & Seppelt, R. (2012) Synergies, trade-offs, and losses of ecosystem services in urban regions: an integrated multiscale framework applied to the Leipzig-Halle region, Germany. *Ecology and Society*, **17**(3), 22.
- Hein, L., van Koppen, K., de Groot, R.S. & van Ierland, E.C. (2006) Spatial scales, stakeholders and the valuation of ecosystem services. *Ecological Economics*, **57**, 209-228.
- Hicks, C., Graham N., Cinner J. Bundles and tradeoffs in how managers, scientists, and fishers value coral reef ecosystem services. *Global Environmental Change*, *in press*.
- Hicks, C.C., McClanahan, T.R., Cinner, J.E. & Hills, J.M. (2009) Trade-offs in values assigned to ecological goods and services associated with different coral reef management strategies. *Ecology and Society*, **14**(1), 10.
- Kienast, F., Bolliger, J., Potschin, M., de Groot, R.S., Verburg, P.H., Heller, I., Wascher, D. & Haines-Young, R. (2009) Assessing Landscape Functions with Broad-Scale Environmental Data: Insights Gained from a Prototype Development for Europe. *Environmental Management*, **44**, 1099-1120.
- Koch, E.W., Barbier, E.B., Silliman, B.R., Reed, D.J., Perillo, G.M.E., Hacker, S.D., Granek, E.F., Primavera, J.H., Muthiga, N., Polasky, S., Halpern, B.S., Kennedy, C.J., Kappel, C.V. & Wolanski, E. (2009) Non-linearity in ecosystem services: temporal and spatial variability in coastal protection. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **7**, 29-37.
- Kohonen, T. (1990) The self-organizing map. *Proceedings of the Ieee*, **78**, 1464-1480.
- Kremen, C. (2005) Managing ecosystem services: what do we need to know about their ecology? *Ecology Letters*, **8**, 468-479.
- Kroll, F., Muller, F., Haase, D. & Fohrer, N. (2012) Rural-urban gradient analysis of ecosystem services supply and demand dynamics. *Land Use Policy*, **29**, 521-535.
- Landuyt, D., Broekx, S., D'hondt, R., Engelen, G., Aertsens, J. & Goethals, P.L.M. (2013) A review of Bayesian belief networks in ecosystem service modelling. *Environmental Modelling & Software*, **46**, 1-11.
- Lautenbach, S., Kugel, C., Lausch, A. & Seppelt, R. (2011) Analysis of historic changes in regional ecosystem service provisioning using land use data. *Ecological Indicators*, **11**, 676-687.
- Lavorel, S. & Grigulis, K. (2012) How fundamental plant functional trait relationships scale-up to trade-offs and synergies in ecosystem services. *Journal of Ecology*, **100**, 128-140.

- Lavorel, S., Grigulis, K., Lamarque, P., Colace, M.P., Garden, D., Girel, J., Pellet, G. & Douzet, R. (2011) Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology*, **99**, 135-147.
- Leathwick, J.R., Elith, J., Francis, M.P., Hastie, T. & Taylor, P. (2006) Variation in demersal fish species richness in the oceans surrounding New Zealand: an analysis using boosted regression trees. *Marine Ecology Progress Series*, **321**, 267-281.
- Legendre, P. & Fortin, M.J. (2010) Comparison of the Mantel test and alternative approaches for detecting complex multivariate relationships in the spatial analysis of genetic data. *Molecular Ecology Resources*, **10**, 831-844.
- Legendre, P. & Legendre, L. (1998) *Numerical ecology. 2nd English edition*, Elsevier Science BV edn., Amsterdam.
- Loomis, J., Kent, P., Strange, L., Fausch, K. & Covich, A. (2000) Measuring the total economic value of restoring ecosystem services in an impaired river basin: results from a contingent valuation study. *Ecological Economics*, **33**, 103-117.
- Luck, G.W., Daily, G.C. & Ehrlich, P.R. (2003) Population diversity and ecosystem services. *Trends in Ecology & Evolution*, **18**, 331-336.
- Maass, J., Balvanera, P., Castillo, A., Daily, G. C., Mooney, H. A., Ehrlich, P., Quesada, M., Miranda, A., Jaramillo, V. J., García-Oliva, F., Martínez-Yrizar, A., Cotler, H., López-Blanco, J., Pérez-Jiménez, A., Búrquez, A., Tinoco, C., Ceballos, G., Barraza, L., Ayala, R. & Sarukhán, R. (2005) Ecosystem services of tropical dry forests: insights from long-term ecological and social research on the Pacific Coast of Mexico. *Ecology and Society*, **10**(1), 17.
- Mace, G.M., Norris, K. & Fitter, A.H. (2012) Biodiversity and ecosystem services: a multilayered relationship. *Trends in Ecology & Evolution*, **27**, 19-26.
- Maes, J., Paracchini, M.L., Zulian, G., Dunbar, M.B. & Alkemade, R. (2012) Synergies and trade-offs between ecosystem service supply, biodiversity, and habitat conservation status in Europe. *Biological Conservation*, **155**, 1-12.
- Maestre Andrés, S., Calvet Mir, L., van den Bergh, J.C.J.M., Ring, I. & Verburg, P.H. (2012) Ineffective biodiversity policy due to five rebound effects. *Ecosystem Services*, **1**, 101-110.
- Martin-López, B., García-Llorente, M., Palomo, I., Montes, C. (2011) The conservation against development paradigm in protected areas: Valuation of ecosystem services in the Doñana social-ecological system (southwestern Spain). *Ecological Economics*, **70**, 1481-1491.
- Martin-López, B., Iniesta-Arandia, I., García-Llorente, M., Palomo, I., Casado-Arzuaga, I., Del Amo, D.G., Gomez-Baggethun, E., Oteros-Rozas, E., Palacios-Agundez, I., Willaarts, B., Gonzalez, J.A., Santos-Martin, F., Onaindia, M., Lopez-Santiago, C. & Montes, C. (2012) Uncovering Ecosystem Service Bundles through Social Preferences. *Plos One*, **7**(6), e38970.
- MA (2005) *Ecosystems and Human Well-Being: Synthesis*. Island Press.
- Naidoo, R., Balmford, A., Costanza, R., Fisher, B., Green, R.E., Lehner, B., Malcolm, T.R. & Ricketts, T.H. (2008) Global mapping of ecosystem services and conservation priorities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 9495-9500.
- Nelson, E.J. & Daily, G.C. (2010) Modelling ecosystem services in terrestrial systems. *F1000 Biology Reports* 2:53.
- Nelson, E., Mendoza, G., Regetz, J., Polasky, S., Tallis, H., Cameron, D.R., Chan, K.M.A., Daily, G.C., Goldstein, J., Kareiva, P.M., Lonsdorf, E., Naidoo, R., Ricketts, T.H. & Shaw, M.R. (2009) Modeling multiple ecosystem services, biodiversity conservation, commodity production, and tradeoffs at landscape scales. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **7**, 4-11.
- Nicholson, E., Mace, G.M., Armsworth, P.R., Atkinson, G., Buckle, S., Clements, T., Ewers, R.M., Fa, J.E., Gardner, T.A., Gibbons, J., Grenyer, R., Metcalfe, R., Mourato, S., Muuls, M., Osborn, D., Reuman, D.C., Watson, C. & Milner-Gulland, E.J. (2009) Priority research areas for ecosystem services in a changing world. *Journal of Applied Ecology*, **46**, 1139-1144.
- O'Farrell, P.J., Reyers, B., Le Maitre, D.C., Milton, S.J., Egoh, B., Maherry, A., Colvin, C., Atkinson, D., De Lange, W., Blignaut, J.N. & Cowling, R.M. (2010) Multi-functional landscapes in semi arid environments: implications for biodiversity and ecosystem services. *Landscape Ecology*, **25**, 1231-1246.

- Perrings, C., Duraipah, A., Larigauderie, A. & Mooney, H. (2011) The Biodiversity and Ecosystem Services Science-Policy Interface. *Science*, **331**, 1139-1140.
- Plieninger, T., Dijks, S., Oteros-Rozas, E., Bieling, C. (2013) Assessing, mapping, and quantifying cultural ecosystem services at community level. *Land Use Policy*, **33**, 118-129.
- Power, A.G. (2010) Ecosystem services and agriculture: tradeoffs and synergies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, **365**, 2959-2971.
- Rathwell, K.J. & Peterson, G.D. (2012) Connecting social networks with ecosystem services for watershed governance: a social-ecological network perspective highlights the critical role of bridging organizations. *Ecology and Society*, **17**(2), 24.
- Raudsepp-Hearne, C., Peterson, G.D. & Bennett, E.M. (2010) Ecosystem service bundles for analyzing tradeoffs in diverse landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **107**, 5242-5247.
- Rodriguez, J.P., Beard, T.D., Bennett, E.M., Cumming, G.S., Cork, S.J., Agard, J., Dobson, A.P. & Peterson, G.D. (2006) Trade-offs across space, time, and ecosystem services. *Ecology and Society*, **11**(1), 28.
- Santos-Martín, F., Martín-López, B., García-Llorente, M., Aguado, M., Benayas, J., Montes, C. (2013) Unraveling the relationships between ecosystems and human wellbeing in Spain. *Plos One*, in press.
- Schwenk, W.S., Donovan, T.M., Keeton, W.S. & Nunery, J.S. (2012) Carbon storage, timber production, and biodiversity: comparing ecosystem services with multi-criteria decision analysis. *Ecological Applications*, **22**, 1612-1627.
- Scholes, R.J., Reyers, B., Biggs, R., Spierenburg, M.J., Duraipah, A. (2013) Multi-scale and cross-scale assessments of social-ecological systems and their ecosystem services. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, **5**, 1-10.
- Seppelt, R., Dormann, C.F., Eppink, F.V., Lautenbach, S. & Schmidt, S. (2011) A quantitative review of ecosystem service studies: approaches, shortcomings and the road ahead. *Journal of Applied Ecology*, **48**, 630-636.
- Shoyama, K., Managi, S. & Yamagata, Y. (2013) Public preferences for biodiversity conservation and climate-change mitigation: A choice experiment using ecosystem services indicators. *Land Use Policy*, **34**, 282-293.
- Smart, S., Dunbar, M.J., Emmett, B.A., Marks, S., Maskell, L.C., Norton, L.R., Rose, P. & Simpson, I.C. (2010) An Integrated Assessment of Countryside Survey data to investigate Ecosystem Services in Great Britain. Technical Report No. 10/07 NERC/Centre for Ecology & Hydrology 230pp. (CEH Project Number: C03259).
- Steffan-Dewenter, I., Kessler, M., Barkmann, J., Bos, M.M., Buchori, D., Erasmi, S., Faust, H., Gerold, G., Glenk, K., Gradstein, S.R., Guhardja, E., Harteveld, M., Hertel, D., Hohn, P., Kappas, M., Kohler, S., Leuschner, C., Maertens, M., Marggraf, R., Migge-Kleian, S., Moge, J., Pitopang, R., Schaefer, M., Schwarze, S., Sporn, S.G., Steingrebe, A., Tjitrosoedirdjo, S.S., Tjitrosoemito, S., Twele, A., Weber, R., Woltmann, L., Zeller, M. & Tschardt, T. (2007) Tradeoffs between income, biodiversity, and ecosystem functioning during tropical rainforest conversion and agroforestry intensification. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**, 4973-4978.
- Swallow, B.M., Sang, J.K., Nyabenge, M., Bundotich, D.K., Duraipah, A.K. & Yatich, T.B. (2009) Tradeoffs, synergies and traps among ecosystem services in the Lake Victoria basin of East Africa. *Environmental Science & Policy*, **12**, 504-519.
- TEEB (2010) The Economics of Ecosystems and Biodiversity: Ecological and Economic Foundations. Edited by Pushpam Kumar. Earthscan, London and Washington.
- Ticehurst, J.L., Newham, L.T.H., Rissik, D., Letcher, R.A. & Jakeman, A.J. (2007) A Bayesian network approach for assessing the sustainability of coastal lakes in New South Wales, Australia. *Environmental Modelling & Software*, **22**, 1129-1139.
- Viglizzo, E.F. & Frank, F.C. (2006) Land-use options for Del Plata Basin in South America: Tradeoffs analysis based on ecosystem service provision. *Ecological Economics*, **57**, 140-151.
- Vihervaara, P., Kumpula, T., Tanskanen, A. & Burkhard, B. (2010) Ecosystem services-A tool for sustainable management of human-environment systems. Case study Finnish Forest Lapland. *Ecological Complexity*, **7**, 410-420.

- Wardle, D.A., Bardgett, R.D., Klironomos, J.N., Setälä, H., van der Putten, W.H. & Wall, D.H. (2004) Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, **304**, 1629-1633.
- White, C., Halpern, B.S. & Kappel, C.V. (2012) Ecosystem service tradeoff analysis reveals the value of marine spatial planning for multiple ocean uses. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **109**, 4696-4701.
- Willemen, L., Hein, L., van Mensvoort, M.E.F. & Verburg, P. (2010) Space for people, plants, and livestock? Quantifying interactions among multiple landscape functions in a Dutch rural region. *Ecological Indicators*, **10**, 62-73.
- Willemen, L., Veldkamp, A., Verburg, P.H., Hein, L. & Leemans, R. (2012) A multi-scale modelling approach for analysing landscape service dynamics. *Journal of Environmental Management*, **100**, 86-95.

For Review Only

Table 1. Equivalence between biotic interactions and ecosystem service associations. Here, we take the example of two species or ecosystem services, A and B between which relationships can be unidirectional (ES 1 influences ES 2) or bidirectional (ES 1 influences ES 2 and conversely) (modified after Bennett, Peterson & Gordon 2009).

Gain for A	Gain for B	Biotic interaction	Services interaction	Examples
+	+	Mutualism/cooperation/symbiosis	Synergy (positive)	Moisture retention enhances carbon sequestration
+	0	Commensalism/facilitation	Facilitation	Regulating algae growth avoids a decline in tourist numbers
+	-	Predation/parasitism	Trade-off	Crop production may decrease water quality through agrochemical leaching
-	-	Competition	Synergy (negative)	Wood production may make pest control fragile by reducing biodiversity and destroying natural habitats
-	0	Amensalism	Inhibition	Carbon sequestration may diminish water quality
0	0	Neutralism	No association	Water consumption and spiritual value

Table 2. Characterization of the three types of ES trade-offs identified on the basis of their ecological and socio-economic aspects and illustrated by a selection of key questions and applications.

	Supply-supply	Supply-demand	Demand-demand
OBJECTIVE	To explore the spatial congruency in ES supply in order to design “win-win” management and policies supporting multifunctionality and reconciling nature protection and ES delivery	To analyze the spatial or temporal mismatch between ES supply and the derived social benefits	To explore the different stakeholders’ interests regarding the use and demand of ES
RELATED RESEARCH QUESTIONS	<p>(1) To what extent does the supply of one ES correlate or overlap with other ES or with biodiversity?</p> <p>(2) Where are areas of high and low supply of multiple ES (i.e. hotspots and coldspots, respectively)?</p> <p>(3) How is the distribution of ES bundles influenced by land management and/or by the distribution of biodiversity?</p>	<p>(1) How well the supply of ES and their use or valuation by beneficiaries matched spatially?</p> <p>(2) Is there a temporal mismatch between the ecological processes behind ES supply and its use by beneficiaries?</p>	<p>(1) To what extent do ES demands by different stakeholders concur or conflict?</p> <p>(2) How do stakeholders economic or social status influence trade-offs among their ES demands?</p>
APPLICATIONS	<p>(1) Identification of places where simultaneously conserving biodiversity and delivering a diverse flow of ES (e.g. Chan <i>et al.</i> 2006; Egoh <i>et al.</i> 2009; Bai <i>et al.</i> 2011)</p> <p>(2) A global spatial mismatch between agricultural production and carbon sequestration contrasting with location-specific associations between biodiversity and other ES in Great Britain (Anderson <i>et al.</i> 2009)</p>	<p>(1) A spatial scale mismatch has been found between the demand for and the supply of energy, food and water services along a rural-urban gradient in the Leipzig-Halle region (Germany) (Haase <i>et al.</i> 2012; Kroll <i>et al.</i> 2012)</p> <p>(2) A temporal lag has been shown in tropical dry forests of Mexico between the time needed to build up soil organic matter and its current exploitation in farmer activities (Maass <i>et al.</i> 2005)</p>	<p>(1) Protecting forests for biodiversity conservation or for carbon storage for a global benefit conflicts with demands by local stakeholders for timber and non-timber products (Schwenk <i>et al.</i> 2012)</p> <p>(2) A conservation vs. development landscape management model occurs in Doñana wetland (Spain) as a result of promoting marketed provisioning services outside the protected area while focusing on biodiversity conservation inside (Martín-López <i>et al.</i> 2011)</p>

Table 3. Overview of the quantitative methods used for quantifying associations among ecosystem services.

Step of the trade-off framework	Method	Tradeoff category	Number of ESs	Dimension and types of the variables to be related*	Including spatial and temporal variability	Further details	Examples of hypotheses to be tested	References
Detecting	Association coefficient Correlation coefficients		Two	Quantitative variables	See Dutilleul <i>et al.</i> (1993) for a modified test accounting for spatial autocorrelation Temporal correlation should be tested using time-series methods	Pearson's coefficient when normally distributed. Otherwise Spearman's coefficient	Which ES are associated?	Chan <i>et al.</i> 2007; Naidoo <i>et al.</i> 2008; Anderson <i>et al.</i> 2009; Egoh <i>et al.</i> 2008, 2009; Eigenbrod <i>et al.</i> 2010; Raudsepp-Heame, Peterson & Bennett 2010; Smart <i>et al.</i> 2010; Willemen <i>et al.</i> 2010; Bai <i>et al.</i> 2011; Gos & Lavorel 2012
	Chi-squared test	SS, SD and DD	Two	Categorical variables	Not spatially explicit Can be applied to the ES supply/demand at two different time steps	Both variables are represented in a contingency table	Hypotheses to be tested are similar from those tested using correlation coefficients	
	Overlap analysis		Two and more	Quantitative and/or qualitative variables	Spatially explicit Can be used to estimate the temporal changes in trade-offs	Requires a supply threshold to convert a qualitative ES index to a binary one	Are supply hotspots spatially congruent? Are demand and supply spatially congruent? Is there a temporal change in the spatial distribution of demand and/or supply?	Egoh <i>et al.</i> 2008, 2009; Swallow <i>et al.</i> 2009; Eigenbrod <i>et al.</i> 2010; O'Farrell <i>et al.</i> 2010; Bai <i>et al.</i> 2011; Gos & Lavorel 2012
	Ordination Principal Component Analysis (PCA) Multiple Correspondences Analysis (MCA)	SS or DD	Two and more	Quantitative variables Binary variables	Not spatially explicit Can be diverted to included time steps instead of sites but time-series methods are more appropriate for this purpose	Requires a supply threshold to convert a qualitative ES index to a binary one	Which services are negatively or positively associated?	Raudsepp-Heame, Peterson & Bennett 2010; Bai <i>et al.</i> 2011; Smart <i>et al.</i> 2010; Maes <i>et al.</i> 2012; Garcia-Nieto <i>et al.</i> 2013
	Factorial Analysis for Mixed Data (FAMD) Network analysis	DD	More than two	Quantitative and qualitative variables Quantitative variables	Can be spatially explicit	Each node of the network represents a given ES Nodes are connected by ties representing trade-offs or synergies	How ES are related on the basis of social prioritization? Do different stakeholders perceive ES relationships differently?	Hicks <i>et al.</i> <i>in press</i>
Identifying bundles	Clustering							
	Hierarchical clustering Kmeans		More than two					Martin-López <i>et al.</i> 2011, 2012
	Self-Organizing Maps	SS or DD	Two and more	Quantitative and/or qualitative	Spatially explicit when the clustering methods are used to classify localities into groups which are then projected onto maps	Kmeans can objectively classify ES into groups from the original data matrix or from the outputs of an ordination methods. Usually, the number of groups is defined <i>a priori</i> in Kmeans and SOM procedures. The three clustering methods can help visualizing localities with similar combinations of ES supply or demand values	Which services are consistently associated either in the supply or demand-side? Which localities exhibit similar tradeoffs? Which localities have the same bundles?	Raudsepp-Heame <i>et al.</i> 2010
	Overlap analysis	SS, SD and DD		<i>see overlap analyses in the Detecting step</i>			Are associations spatially or temporally repeated?	<i>see overlap analyses in the Detecting step</i>
Identifying drivers of bundles	Raw data approach Analysis of variance ANOVA		One	Quantitative response variable(s)		The response variable should be an integrative index of tradeoff	Does the tradeoff vary through the drivers' states? Do trade-off changes along a gradient a management strategies?	Willemen <i>et al.</i> 2010
	MANOVA	SS, SD and DD	Two and more	Explanatory variables are categorical	Not spatially explicit Space and time might be included as an explanatory variable	When explanatory variables are quantitative and categorical, ANCOVA and MANCOVA are applied		
	Co-inertia		Two and more	Quantitative and/or qualitative variables		Co-inertia is a combination of ordination methods	How does the co-variation of drivers shape the covariation within a bundle?	
	Regression-based model Generalized Linear Model (GLM)				Not spatially explicit Space and time might be included as an explanatory variable	Models various type of relationships (e.g. gaussian, log) and allows for prediction		Steffan-Dewenter <i>et al.</i> 2007; Smart <i>et al.</i> 2010; Fisher <i>et al.</i> 2011
	Generalized Additive Model (GAM)		One	Quantitative response variable		Models smoothed non-linear relationships (unlike GLM) and allows for prediction		
	Autoregressive model	SS, SD and DD		Explanatory ones can be quantitative and/or qualitative	Spatially explicit	SAR and CAR require stationarity. When this condition is violated, a "moving window" method could be applied		
	Structural Equation Modeling (SEM)		Two and more	Quantitative variables	Not spatially explicit	Test the significance of the overall structural model as well as for the consistency of each latent variable (estimated from several measured variables)	Can the overall ES supply be explained by a set of environmental and/or socio-economic factors? Which is the most influential demand for ES on the overall ES supply? How will a bundle evolve with future changes in drivers?	Lavorel & Grigulis 2012; Santos-Martin <i>et al.</i> <i>in press</i>
	Machine-learning methods Decision trees		One	Quantitative or qualitative response variable Quantitative and/or qualitative explanatory variables	Not spatially explicit Space and time might be included as an explanatory variable	Either classification or regression trees whether the response variable is categorical or quantitative, respectively. Random Forest (RF) and Boosted Regression Trees (BRT) split the dataset in groups in different ways but both allow for predictions		
	Artificial Neural Networks (ANN)	SS or DD				May be hard to interpret		
	Bayesian Belief Networks (BBN)		Two and more	Quantitative and qualitative variables	Spatially explicit when based on georeferenced inputs Temporality is included when exploring different time steps	Based on two model components: a graph that denotes associations between the nodes (i.e. variables) and conditional probability tables denoting the strengths of the associations		Tiechurst <i>et al.</i> 2007
	Time-series methods							
	ARMA and derivatives	SS or DD	One	Quantitative variables	Not spatially explicit		Did the temporal changes in demand drive the changes in supply?	
	VAR		Two and more	Quantitative variables			To what extent the variability in several potential drivers influenced the temporal changes in ES tradeoffs?	
	Canonical analysis Canonical Correspondence Analysis (CCA)			Qualitative or quantitative response variables Quantitative and/or qualitative explanatory variables	Not spatially explicit Space and time might be included as an explanatory variable	CCA is used when the response variables are binary (0-1) or proportion	Basically, the same hypotheses as regression-based models. The difference is that the response variables can be ES proxies instead of a synthetic index so one can investigate which driver have the greatest impact on which ES	García-Llorente <i>et al.</i> 2011
	Redundancy Analysis (RDA)	SS or DD	Two and more	Quantitative response variables Quantitative and/or qualitative explanatory variables				Hicks <i>et al.</i> 2009; Smart <i>et al.</i> 2010; Martín-López <i>et al.</i> 2011, 2012
	Economic analysis							
	Contingent valuation	DD	Two and more	Quantitative response variables Quantitative and/or qualitative explanatory variables	Spatially explicit when the distance-decay function is used	Tobit and Heckman regression models when willingness-to-pay question is open-ended or logit and probit models if it is a dichotomous choice question	Can the overall ES demand be explained by a set of socio-cultural factors? Does the social demand (measured through the economic value) of different ESs vary across stakeholders groups? Choice modelling can also test the effect of different landscape management scenarios on the preferences towards preserving different ESs	Loomis <i>et al.</i> 2000; Martín-López, Montes & Benayas 2007; Castro <i>et al.</i> 2011; García-Llorente <i>et al.</i> 2011
	Choice modelling					Commonly performed with logit model: conditional logit model (or multinomial logit model) and random parameter logit model (or multinomial mixed logit model)		García-Llorente <i>et al.</i> 2012; Shoyama, Managi & Yamagata 2013
	Distance approach							
	Mantel test and derivatives	SS, SD and DD	One and more	Qualitative or quantitative response variables Quantitative and/or qualitative explanatory variables	Not spatially explicit Space and time might be included as an explanatory variable	The choice of the distance metric depends on the type of data (e.g. binary, mixed)	Is the similarity in the ES tradeoff between two localities explained by a similar combination of drivers?	
	Analysis of Similarity (ANOSIM)					Non-parametric alternative to Mantel tests		

* When variables are explicitly segregated into "response" and "explanatory" ones, the former usually refers to ES(s) and the latter to potential drivers of ESs trade-offs

Figure legends.

Fig. 1. The unified typology of ecosystem services trade-offs. This classification seeks to merge both Rodríguez *et al.* (2006) and TEEB (2010) frameworks. Here “trade-off” encapsulates both trade-off and synergy.

Fig. 2. Illustration of the methodological framework for assessing trade-offs. ES indicators may be measured in the field (for either ecological or socio-economic data) or modeled from scenarios and then mapped or directly expressed as ES values per unit (i.e. sites or time steps). ES data may be transformed and normalized to fit validity conditions of statistical methods. See Supplementary material for more information.

For Review Only

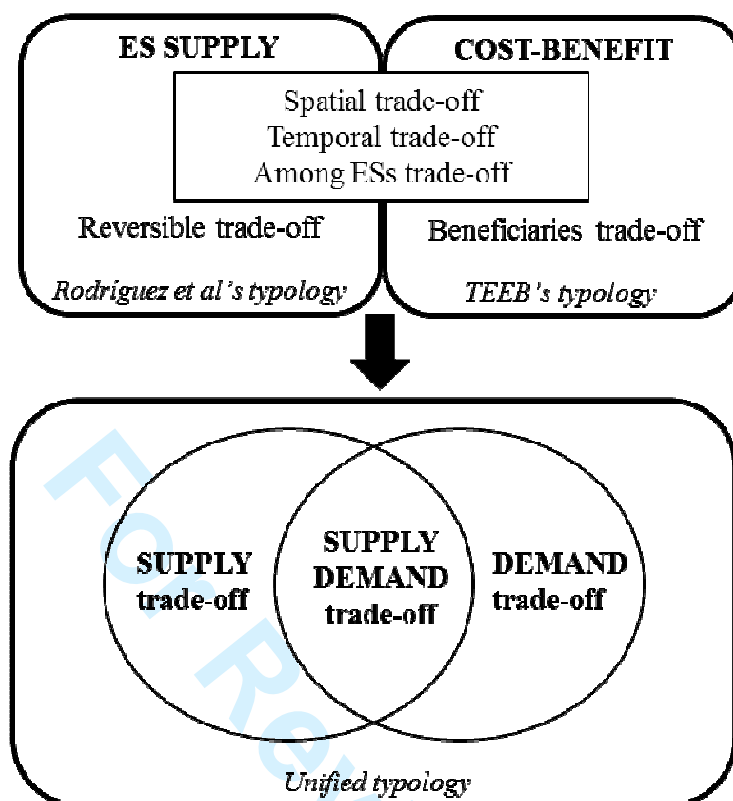


Fig 1

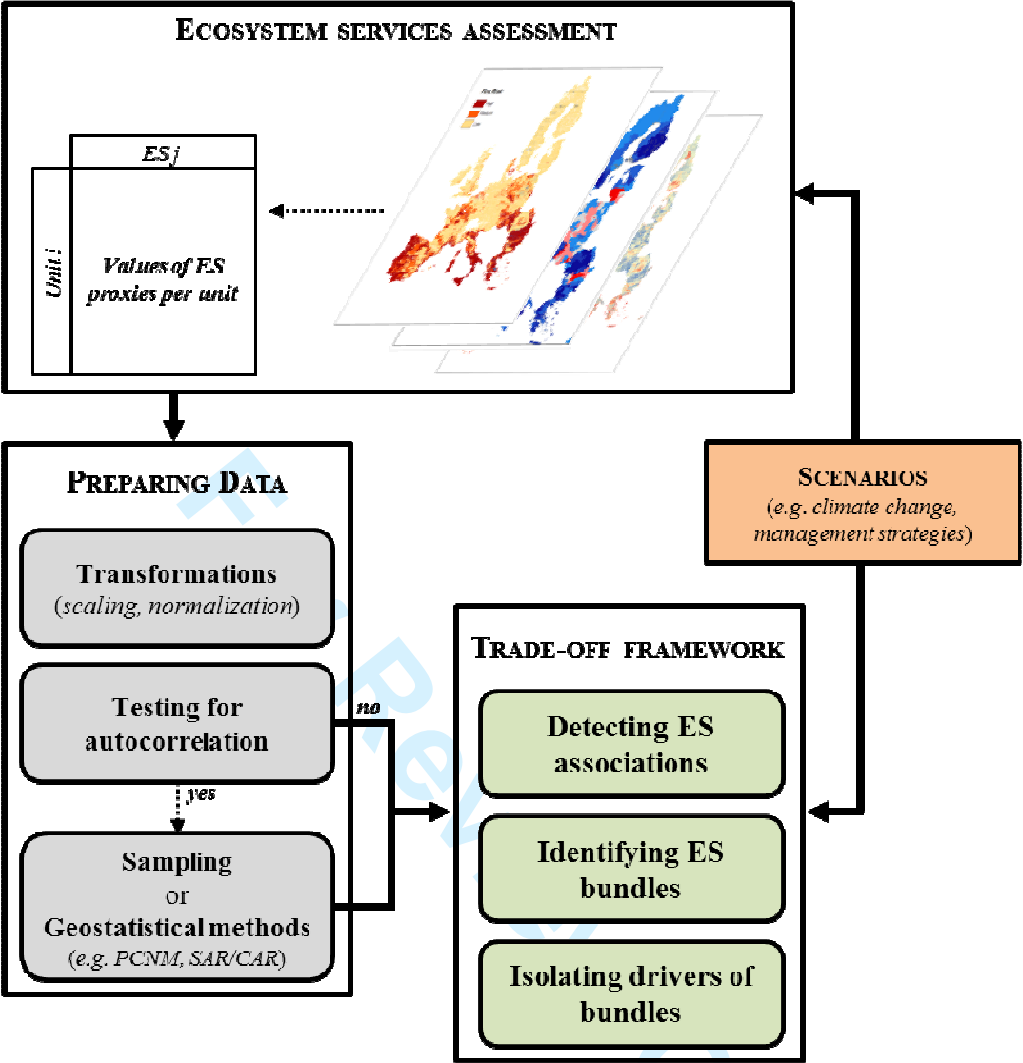


Fig 2